Untersuchungen über die Beziehung zwischen Tracheen und Aderverlauf im Hymenopterenflügel

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen Philosophischen Fakultät der

Universität Rostock

vorgelegt von

Ariada Dimitrowa

aus Sofia

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1927

Referent: Herr Prof. Dr. P. Schulze

BIBLIOTHEEK
RIJKS
UNIV.
LEIDEN

Sonderdruck aus Z. f. Morphol. u. Ökolog. der Tiere. Bd. 7, Heft 4. 1927

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549216_0065

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Einleitung. Historisches 695
B. Material und Untersuchungstechnik 700
C. Das Tracheensystem des Puppenflügels 702
1. *Apis mellifica* L. 702
a) Vorderflügel 702
b) Hinterflügel 708
2. Der Puppenflügel anderer Aculeaten 708
3. *Trichiosoma lucorum* L. 709
D. Das Tracheensystem des Imaginalflügels 711
1. Allgemeines 711
2. Siricidae 711
3. *Tremex* 711
a) Vorderflügel 711
b) Hinterflügel 714
4. Andere Siriciden 715
5. *Orussus* 715
6. Braconidae 716
7. Ichneumonidae 717
8. Chalcididae 718
E. Das Verhältnis des Tracheensystems zur Flügeladerung 719
F. Die Anwendung der auf Grund des Tracheenverlaufes ermittelten Aderungsterminologie 723
1. *Tremex fuscicornis* F. 726
2. *Cephaleia abietis* L. 728
3. *Orussus abietinus* Scop. 729
4. *Apis mellifica* L. 730
a) Vorderflügel 730
b) Hinterflügel 731
G. Das Hymenopteren-Flügeltracheensystem und Comstocks und Needhams Tracheenschema 732
H. Der Vorgang der Aderreduktion 735
I. Zusammenfassung 736
J. Schriftennachweis 738

Einleitung. Historisches.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß zur Schaffung eines natürlichen Systems der Insekten die Flügeladerung als ein auffallend konstantes Merkmal und ein solches, das nicht nur für Arten, sondern besonders auch für größere Gruppen einen sehr bestimmten Charakter besitzt, eine große Rolle zu spielen berufen ist. Es ist daher die Frage der Entstehung der Flügeladerung dieser Tiere eine anscheinend recht wichtige. Was die Genese der Flügeladerung derjenigen Insektengruppen, die uns im folgenden im besonderen beschäftigen sollen, der Hymenopteren, betrifft, so ist deren bisherige Behandlung, deren Kenntnis zum Verständnis der vorliegenden Fragestellung notwendig erscheint, eng verknüpft mit der Untersuchung der Entstehung der Insektenflügeladerung überhaupt.

Wie die historische Betrachtung zeigt, geht die Beschäftigung mit der Ontogenie der Flügeladerung als Mittel zum richtigen Verständnis von deren Phylogenie im übrigen noch nicht weiter zurück, als auf die Arbeit von E. Adolph (Über Insektenflügel. Nova Acta, Leop. Carol. Akad. Bd. 41, Pars 2, Nr. 3, Halle, S. 215—291, 1880). Er war der erste, der die große Bedeutung der Ontogenie für die Beurteilung der Aderverhältnisse der Insekten erkannt hat. Adolph arbeitete mit den Begriffen der konvexen und konkaven Linien, die den konvexen und konkaven Adern eines hypothetischen Fächerflügels entsprechen. Als solchen Urflügel dachte er sich einen Flügel, der der Länge nach gefaltet ist und miteinander abwechselnd Berge und Täler zeigt. Die konkaven Adern sollten nun seiner Ansicht nach durch Verdünnung der Flügelmembran entstehen, am Grunde der Gruben liegen und die Tracheen, die sie enthalten, die primären sein. Die konvexen Adern dagegen entstanden durch Verdickung der Flügelmembran, lägen auf den Wülsten und ihre Tracheen wären sekundärer Art. Die echten Adern der Hymenopteren sind nach Adolph konvexer Natur. Die Aderreduktion hat nämlich nach seiner Auffassung neben einem Teil der konvexen alle konkaven Adern des Hymenopterenflügels zum Schwinden gebracht. Aber dieses Verschwinden geschah nach Adolph nicht spurlos. An Stelle der reduzierten Adern blieben konvexe und konkave Linien zurück. In der Verfolgung eben dieser Linien hoffte Adolph die Entwicklungsgeschichte der Flügeladerung zu verstehen. Es bleibt zu bedauern, daß Adolph die Ergebnisse seiner Untersuchung nicht genügend klar zusammengefaßt, auch kein eigentliches Schema seines hypothetischen Fächerflügels gegeben hat. Es erwies sich auch seine Kernidee als falsch. Nichtsdestoweniger bedeutete diese erste Arbeit Adolphs einen gewichtigen Anstoß für die weiteren Untersuchungen in dieser Richtung.

In einer zweiten (zur Morphologie der Hymenopterenflügel. Nova Acta der L. C. D. Ak. der Natf. Bd. 46, Nr. 2, S. 43, 430. 1883) veröffentlichten Arbeit studierte Adolph den Puppenflügel von *Apis mellifica* und zwar auf dem Stadium, bei welchem man auf der Oberfläche des Flügels die Anlagen der Adern als blasse Linien sieht. Er glaubte dabei feststellen zu können, daß sich die Tracheenentwicklung hier auf der höchsten Stufe ihrer Ausbildung befindet, und daß der Verlauf dieses Tracheensystems dem dereinstigen Adernnetze folgt. Ausdrücklich erklärt er aber, daß die Priorität der Anlage den Adern zukomme, und daß das Venennetz für die Entwicklungsrichtung der Tracheen entscheidend sei und nicht etwa umgekehrt.

Eine höchst bedeutungsvolle, auf unserem Gebiet in vieler Richtung grundlegende Arbeit sind Redtenbachers „Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten". Ann. naturhist. Hofmus. Wien, Bd. I, Nr. 3, S. 153—231. 1886. Redtenbacher gelang es, die Hauptlängsadern der Insektenflügel zu homologisieren. Er ist sodann auch der erste, der eine einheitliche Terminologie

für die Flügeladerung aller geflügelten Insektenordnungen durchgeführt hat. Mit kleinen Veränderungen wird seine Terminologie von den meisten Entomologen noch heute angewandt. Seine Verteilung der Äste auf die einzelnen Adern freilich ist willkürlich und genetisch unbegründet, weil er seine Anschauungen zum Teil unter Heranziehung der falschen Ansichten Adolphs aufbaute, und dessen Idee der konvexen und konkaven Linien annimmt. Redtenbacher vermutet, daß die Flügel der primitiven Insekten fächerartig sein müßten, und daß die Flugorgane der Orthopteren und Neuropteren mit ihrer komplizierten Längs- und Queraderung deutliche Reste des ursprünglichen Fächerflügels zeigen. Er vergleicht die Flügel der verschiedenen Insektengruppen und kommt zu folgendem Schema: Von der Flügelbasis gehen ursprünglich 11—13 Adern aus, die teils konvex, teils konkav sind. I, III, V, VII, IX, XI sind konvex, die geradzahligen sind konkav. Vom Vorderrand des Flügels anfangend nennt er die Adern: Costa (I), Subcosta (II), Radius (III), Media (V), Cubitus (VII) und Anales (IX—XIII). Die konkaven Adern IV und VI bleiben unbenannt. Die Äste der Adern der konvexen, wie konkaven werden mit arabischen Ziffern bezeichnet, die als Indizes der römischen Ziffern geschrieben werden. Jede der genannten Adern kann einfach oder gegabelt sein; sie kann ferner mehr oder weniger reduziert sein, oder auch ganz verschwinden. Am häufigsten erscheinen die Adern *Costa*, *Radius*, *Cubitus*, *Subcosta* und *Anales*, während die Adern IV, V und VI reduziert sind. Mit der Reduktion der Längsadern geht Hand in Hand eine Verkleinerung der Zahl der Queradern, so daß sich die in bezug auf die Flügeladerung hochspezialisierten Insekten, z. B. Dipteren und Hymenopteren, die eine spärliche Aderung haben, durch eine tiefgreifende Reduktion aus Insekten mit reichentwickelter Aderung herausbildeten. „Die Differenzierung und Vereinfachung (Reduktion) des Flügelgeäders erscheint demnach zugleich eine physiologische und mechanische Notwendigkeit." Für den Hymenopterenflügel stellt Redtenbacher als typische Erscheinung den Verlust der Ader V oder Media fest. Mit diesem Verlust wollte er das Vorhandensein der zwei- und dreispaltigen Queradern zwischen *Radius* und Cubitus erklären. An der Stelle der verloren gegangenen *Media* findet er eine Falte: „Nicht selten treten auch hintereinander gelegene Queradern miteinander in Verbindung, namentlich dann, wenn die dazwischen liegende Längsader auf irgendeine Art ausgelöscht wird. Auf diese Weise sind z. B. die Queradern entstanden, welche im Flügel der Hymenopteren zwischen *Radius* und *Cubitus* verlaufen, da hier mit wenigen Ausnahmen die V-Ader vollkommen verloren gegangen ist." Eine Wandlung der bis dahin geltenden Anschauungen brachte eine von Redtenbacher 1888 gemeinsam mit Brauer ausgeführte Untersuchung der Flügelscheide der Äschnidennymphe. (Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten im Zool. Anz. Bd 11, S. 443—447. 1888.) Es ergab sich dabei das Vorhandensein eines vollständigen Tracheennetzes im Innern der Flügelscheide mit einer Anordnung, die im großen und ganzen durchaus den Imaginalflügelhauptrippen entspricht. Damit entzogen aber Redtenbacher und Brauer der Adolphschen Hypothese der konvexen und konkaven Adern die Grundlage und stellten fest, daß die Bildungsweise der beiden Aderntypen die gleiche ist. Sie wurden sich damit der Bedeutung der Ontogenese für die Homologisierung der Geäder der fertigen Insektenflügel bewußt. Von der Unannehmbarkeit der Adolphschen Idee der konkaven und konvexen Adern hat die beiden Autoren im besonderen das Stadium des Hymenopterenimaginalflügels überzeugt, bei dem die konkaven Adern bis auf die Subcosta völlig fehlen; sie erwägen daher den Gedanken, ob nicht die Falten des Hymenopterenflügels auf das Tracheensystem der Nymphe zu beziehen sind.

Zu bemerken ist übrigens, daß für die Schmetterlinge bereits im Jahre 1857 (Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8, S. 326—339) der Zoologe SEMPER zu der Anschauung gekommen war, daß sich die Richtung und der Verlauf der Flügelrippen nicht nach den eingeschlossenen Nerven richtet, sondern daß für sie vielmehr der Verlauf der Tracheen maßgebend ist. Bereits zu einem Zeitpunkt, an dem von den Rippen selbst noch nichts zu sehen ist, geben die Tracheen deren spätere Lage wenigstens im groben an.

Zur gleichen Auffassung wie SEMPER, REDTENBACHER und BRAUER gelangte der in mancher Hinsicht etwas weitergehende SPULER (Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. **53**, 597 bis 646. 1892). Er beobachtete, daß die Anlage der großen, definitiven Tracheenstämme beendet ist, sobald die Raupenhaut abgestreift wird, und er gewann die Überzeugung, daß die Tracheenstämme als die erste Anlage der definitiven Adern zu beurteilen sind. SPULER wählte eine etwas abgeänderte REDTENBACHERsche Terminologie, ohne Berücksichtigung der Ader IV und VI. Da er die Trachee in der Costalader übersah, fing er die Zählung der Hauptadern mit der Subcosta an, die er als I bezeichnet.

Die Ergebnisse der Untersuchungen an Schmetterlingen übertrugen in mehreren bedeutsamen, seither viel zitierten Arbeiten auf die übrigen Insektenordnungen COMSTOCK und NEEDHAM (The wings of Insects. Americ. naturalist **32** und **33**. 1898—1899). Diese beiden Autoren nehmen an, daß ontogenetisch der Verlauf der Adern bei tieferstehenden Formen durch die Tracheen bestimmt wird, und versuchen auf Grund morphologischer Vergleichung der Flügel der Imagines eine verläßliche Terminologie zu schaffen. Dabei bedienen sie sich für die Benennung der Hauptadern der Ausdrücke REDTENBACHERS. Nach COMSTOCK und NEEDHAM fehlen allen Insekten die konkaven Adern IV und VI und es haben daher die Flügel der primitiven Insekten nur acht Adern. Sie konstruieren einen neuen hypothetischen Flügelurtyp, bei welchem folgende Adern zu unterscheiden sind, wenn man vom Flügelvorderrand anfängt: Ungegabelte Costa, Subcosta mit 2 Ästen, Radius als bemerkenswerteste Ader, mit 5 Ästen, Media mit 4 Ästen, Cubitus mit 2 Ästen und 3 ungegabelte Analadern. Dabei führen sie für die Benennung der Adern folgende Abkürzungen ein: C, Sc, R, M, Cu, A. Für die Verzweigungen übernehmen sie das Ziffernsystem REDTENBACHERS, wobei sie die Aderbezeichnungsabkürzung mit arabischen Ziffern kombinieren, z. B. R_1 (= erster Ast des *Radius*); R_{2+3} würde heißen, daß der 2. und 3. Ast des *Radius* (R) verschmolzen sind. Da für die Homologisierung der Adern in den niederen Insektenordnungen der Nymphenflügel viel instruktiver ist, als der der Imago, führen COMSTOCK und NEEDHAM den Vergleich in diesem Stadium durch und zwar in dem Zeitabschnitt, in welchem die Vorläufer der Adern als schmale Streifen und die Tracheen als zarte Linien erscheinen. Die beiden Autoren leiten von der Tracheenanordnung des Nymphenflügels von *Nemura* den hypothetischen Typ, der der Aderbildung vorausgehen soll, ab. Alle Tracheen des Flügels sind nach ihnen abzuleiten von zwei an der Flügelbasis eintretenden Stämmen. Von diesen ist der erste ein Ast der dorsalen, der zweite ein Ast der ventralen Längstrachee des Thorax. Diese Äste nennen COMSTOCK und NEEDHAM *Costoradial-* und *Cubitoanaltrachee*. Die Medialtrachee wäre ein Glied der Costoradialgruppe. Bei vielen Insekten gibt es eine *Transversaltrachee*, die die beiden Äste verbindet und mit ihnen zu einem gemeinsamen Stamm verschmilzt, aus dem alle Tracheen des Flügels entspringen. Alle Stadien dieser Tracheenentwicklung haben COMSTOCK und NEEDHAM bei niederen Insekten nachweisen können.

Bei Trichopteren und Dipteren, bei denen der Tracheenverlauf vereinfacht ist, finden Comstock und Needham zwischen Tracheen und Adern nur unbedeutende Beziehungen; sie sind daher genötigt, ihre Betrachtungen über die Ontogenese der Flügeladern innerhalb dieser Insektengruppen lediglich auf das Studium der Imaginalflügeladerung zu begründen. Bei den Hymenopteren, bei denen die Reduktion des Tracheensystems zu einem Minimum geführt hat, finden Comstock und Needham, daß der Tracheenverlauf in keinerlei Weise zur Homologisierung der Flügeladerung herangezogen werden kann und zwar aus folgenden Gründen, die sich beim Studium der Puppenflügel von *Tremex* und *Apis* ergaben:

1. In beiden Fällen bildet die Haupttrachee, die von der Flügelbasis kommt und nach der Flügelspitze zu verläuft, eine gerade Linie im Gegensatz zum Verlauf der späteren Ader. Diese Tatsache bringen Comstock und Needham nicht mit der Flugbeanspruchung des erwachsenen Insekts in Zusammenhang, sondern erklären sie aus dem Atembedürfnis des pupalen Flügels.

2. Beim Vergleich der Puppenflügel von *Tremex* und *Apis* ergab sich, daß die mit R_s bezeichnete Ader bei *Tremex* von einer Trachee abzuleiten ist, die ein Ast des *Radius*, bei *Apis* dagegen von einer Trachee, die ein Ast der Medialtrachee ist.

3. Die Untersuchung der Flügel junger Puppen von *Apis* zeigte, daß bei diesen Insekten die Anfänge der Flügeladerung der Tracheenentwicklung vorauszugehen, und daß die Tracheen erst dann zu wachsen beginnen, wenn die Adern als blasse Linien erscheinen. Wir werden uns im folgenden mit diesen drei Punkten auseinanderzusetzen haben:

Von weiterer Bedeutung ist eine zwar zunächst den Lepidopteren geltende, aber doch auch für die Flügeladerhomologisierung der Insekten überhaupt wichtige Arbeit von Enderlein (Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* vom ontogenetischen Standpunkt. Zool. Jahrb. **16**, 571—614. 1902), der in der Richtung der Spulerschen Erkenntnis von der Bedeutung der Tracheen für die Aderentwicklung weiter ging. Er untersuchte die Beziehungen zwischen Flügel- und Körpertracheen an lebendem Material dieser Saturniide und stellte fest, daß sowohl am Vorder- wie am Hinterflügel die Adern genetisch zwei Tracheensystemen angehören, nämlich einem radialen und einem medialen Stamm. Terminologisch bediente er sich des Systems von Comstock und Needham, allerdings in etwas abgeänderter Form. Enderlein erkannte, daß die Costalader in beiden Flügeln eine Trachee beherbergt, die bis an die Spitze verläuft. Er berücksichtigte die Veränderung bei der abermaligen Gabelung des Radius und erklärte die morphologische und physiologische Bedeutung der Adern R_{4+5} und die Wanderung der Äste m_1 und m_2 nach der Radialader. „Alle Queradern sind eben genetisch Längsadern."

In der Hymenopterensystematik hat die Comstock und Needhamsche Terminologie bisher wenig Anhänger gefunden. Vielfach bedient man sich hier noch der Aderbezeichnungen, wie sie z. B. von Schmiedeknecht in „Hymenopteren Mitteleuropas" angewandt werden. Dagegen würde von Mac Gillivray (A study of the wings of the Tenthredinoidea, a superfamily of Hymenoptera. Proc. U. S. Museum **29**, 969—654. 1906), der Versuch unternommen, die Comstock-Needhamschen Ergebnisse auf die Flügeladerung der tiefstehenden Symphyten Hymenopteren anzuwenden und für diese Unterordnung eine entsprechende Terminologie auf vergleichend-morphologischer Grundlage ausgebaut. Dieser Forscher schloß sich im übrigen den Anschauungen Comstocks und Needhams auch im Hinblick auf die Nichtverwendbarkeit der Tracheen für die Ableitung der Flügeladerung an. In den Queradern fand Mac Gillivray keine Tracheen. Seine Homologisierung begründete er lediglich auf die Verhältnisse am Imaginal-

flügel. Zu dem Schema des hypothetischen Urflügels von Comstock und Needham fügt er für die Hymenopteren noch die Querader hinzu und benennt auch die so entstehenden Zellen. Ausführlich beschreibt er den Weg, auf dem seiner Ansicht nach die Reduktion der Flügeladerung der Hymenopteren vor sich gegangen sein muß. Seine phylogenetischen Schlüsse stützt er, wie erwähnt, ausschließlich auf die vergleichende Betrachtung von Imaginalflügeln.

Der Anschauung, daß Vorhandensein oder Fehlen von Tracheen in den Adern nur Zufallsbedeutung besitzen, gibt am rückhaltlosesten Ausdruck C. W. Woodworth (The wing veins of Insects. Univer. of California Public. Ser. Entomology 1, Nr. 1, S. 1—152. 1906). Zu diesem Schluß führen ihn folgende Befunde:

1. Das Lumen der Adern ist ausgebildet noch bevor sich an der betreffenden Stelle Tracheen zeigen. Wenn an einer Stelle eine Trachee sichtbar wird, noch ehe hier ein Aderlumen zu beobachten ist, so hält es Woodworth für nicht angängig, die Vermutung abzulehnen, daß hier ein Aderlumen bereits gebildet, aber nicht sichtbar zu machen sei.

2. Die Struktur des Insektenflügels mit und ohne Tracheen ist dieselbe.

3. Die Tracheen zeigen Krümmungen, die nicht mit denen der Adern zusammenfallen; außerdem haben gewisse Adern Tracheen verschiedener Herkunft.

In bezug auf die Hymenopteren erklärte Woodworth, daß deren Flügeladerung einheitlich sei, und daß die vorhandenen Verschiedenheiten nur auf Reduktionen beruhten. Mit der Aderung anderer Insektengruppen, die der Hymenopteren zu homologisieren ist, wie Woodworth richtig betont, infolge ihrer eigenartigen Entwicklung sehr schwer. Innerhalb der Hymenopteren, eine Gruppe als Stammgruppe geltend zu machen, deren Flügeladerung zu der einer anderen Insektenordnung überleiten könnte, gelang Woodworth nicht. Mit der Comstock und Needhamschen Terminologie ist er in bezug auf den Hymenopterenflügel nicht einverstanden, macht den beiden Autoren vielmehr den Vorwurf, hier den Tatsachen Gewalt angetan zu haben. Ein Verdienst Woodworths bleibt es, daß er die Medialader der Hymenopteren richtig beurteilen lehrte. Als solche betrachtet er Redtenbachers VII und Comstocks und Needhams V. Leider gab er keine klare eigene Terminologie.

Während die Hymenopteren vielfach in phylogenetischen Beziehungen zu den Dipteren gebracht werden, glaubt Woodworth auf Grund der Larvenähnlichkeit der Tenthrediniden und Schmetterlinge und der Tatsache, daß die Hymenopteren die Lepidopteren verhältnismäßig erst recht junge Insektenordnungen sind, während die Dipteren ein wesentlich höheres Alter besitzen, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Hymenopteren und Lepidopteren konstruieren zu können. Er findet auch beim Vergleich der Aderung der Imaginalvorderflügel der Phryganeide *Chloropsyche* mit der der Hymenopteren eine Übereinstimmung in so wesentlichen Punkten, daß er annimmt, die Aderung des Hymenopterenflügels sei durch Reduktion der des Trichopterenflügels entstanden, die Hymenopteren ständen also auch zu den Trichopteren in engerer verwandtschaftlicher Beziehung.

Die Angelegenheit mußte in ein neues Fahrwasser kommen, sobald diesbezügliches paläontologisches Material gefunden wurde. Leider liegen bisher eben erst von einer einzigen Stelle Fossilfunde vor, die die Möglichkeit geben von einer neuen Seite her einen Einblick in die Aderverhältnisse zu gewinnen. Es ist das untere Perm des Kansastals. Die jetzt in der Sammlung der Yale-Universität befindlichen Stücke wurden von Tillyard untersucht. Als Tillyard an diesen Abdrücken die Lage von Sc und R längs des Stigmas verfolgte, kam er zu dem Schluß, daß hier Reste von Flügeln vorliegen, die gewisse Be-

ziehungen zu den Hymenopteren erkennen lassen. Um die Verwandtschaft mit den Hymenopteren anzudeuten, bezeichnete er deren einstige Träger als Ordnung Protohymenoptera. TILLYARD versuchte auch eine neue Aderhomologisierung. Aus Gründen, die weiter unten erörtert werden sollen, glaube ich indessen, daß diese Abdrücke höchstens auf eine ganz entfernte Verwandtschaft mit Hymenopteren schließen lassen.

Eine wichtige Förderung der Frage der Entstehung der Insektenflügeladerung bedeutete eine Reihe weiterer Arbeiten TILLYARDS, die den Titel „The Panorpate Complex" führen. In diesen schafft ihr Verfasser für die von ihm untersuchten Insektengruppen eine auf das Studium der Puppenflügeladerung begründete Terminologie, wie sie bisher nur für die von COMSTOCK und NEEDHAM analysierten Insekten mit nicht reduzierten Tracheen des Nymphenflügels vorhanden war.

Wie wir gesehen haben, hatten COMSTOCK und NEEDHAM die Überzeugung gewonnen, daß bei Hymenopteren für die Aderhomologisierung der Tracheenverlauf keine Bedeutung besitzt, daß diese hier vielmehr durch Vergleich der Imaginalflügeladerung erreicht werden muß. Vorläufig hat sich für die Hymenopterenflügeladerung noch keine einheitliche Terminologie, die auf vergleichend morphologischer Grundlage aufgebaut wäre, eingebürgert, und die von den einzelnen Autoren gewählten Bezeichnungen für ein und dieselbe Ader sind oft recht verschiedene, so daß die Verwirrung zur Zeit eine recht große ist.

Die vorliegende Arbeit ist nun ein Versuch, unter Zuhilfenahme des Tracheensystems, einen Einblick in die Entstehung der Hymenopterenflügeladerung zu gewinnen und daraufhin deren Homologisierung durchzuführen.

Sie geht zurück auf eine Anregung von Herrn Dr. BISCHOFF, dem Kustos der Hymenopterenabteilung des Berliner zoologischen Museums, dem ich auch zahlreiche Einzelhinweise und anderweitige Unterstützung verdanke.

Material und Untersuchungstechnik.

Der Hauptteil meiner Untersuchung bildet das Studium des Puppenflügels von *Apis mellifica* L. Ich verdanke das Material hierzu Herrn Professor ARMBRUSTER, dem Leiter des Instituts für Bienenforschung in Berlin-Dahlem. Weiteres zur Laboratoriumszucht geeignetes Material, den in der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* parasitierenden *Habrobracon juglandis* ASHM., eine Braconide, und den den Brotkäfer *Sitodrepa panicea* L. befallenden *Lariophagus distinquendus* FÖRST. erhielt ich durch Herrn Prof. HASE, dem Leiter der Abteilung für physiologische Zoologie der biolog. Reichsanstalt Berlin-Dahlem. Lebende Larven und Puppen verschiedener Crabronidengattungen und der Tenthredinide *Trichiosoma lucorum*, die die Möglichkeit gaben, sie bis zum Imaginalstadium zu beobachten, verdanke ich Herrn Dr. BISCHOFF, der mir auch zahlreiche lebende Imagines dieser Familien zur Untersuchung überwies. Ich habe sodann die reichhaltige Hymenopterensammlung des Berliner zoologischen Museums zum vergleichenden Studium von Imagines benutzt, unter besonderer Berücksichtigung der phylogenetisch im Vordergrund des Interesses stehenden Familien.

Bei der Untersuchung des Puppenflügels wie bei der des Imaginalflügels kam es darauf an, die Tracheen bis in ihre feinsten Verzweigungen

sichtbar zu machen. In der Regel ist dies beim Puppenflügel einfacher als beim Imaginalflügel. Wichtige Dienste leistete mir bei der Untersuchung des Puppenflügels das Arbeiten am lebenden Objekt. Es wurden zu diesem Zwecke die betreffenden Puppen auf einem Objektträger unter dem Mikroskop im durchfallenden Licht bei schwacher Vergrößerung betrachtet. Die von manchen Autoren für ähnliche Zwecke vorgeschlagene Untersuchung in Wasser bot keine Vorteile.

Die angegebene Art der Untersuchung gestattet dagegen nur, den Tracheenverlauf in den distalen Teilen des Puppenflügels mit genügender Sicherheit zu erkennen. Für die Untersuchung der proximalen Partien ist es notwendig, die Flügel vom Thorax abzutrennen, wobei es darauf ankommt, den Trennungsschnitt so nahe der Mediane des Körpers zu führen, daß Vorder- und Hinterflügel im Zusammenhang bleiben. Um den Austritt der Luft aus den Tracheen zu vermeiden, die für den Nachweis derselben von Wichtigkeit ist, führte ich den rasch zu vollziehenden trennenden Scherenschnitt stets unter Glyzerin aus. Die abgetrennten Flügel kamen dann als Glyzerinpräparat zur Untersuchung, wobei die Tracheen infolge ihres Luftgehalts als schwarze Linien erscheinen. Es ist in der Regel notwendig, dem Deckgläschen des Glyzerinpräparates eine Stütze etwa in Gestalt einer Borste zu geben, da seine Schwere sonst zu einer Zerreißung der feineren Verästelungen der Tracheen führt. Gewöhnlich erweist es sich als nötig, eine größere Anzahl von Puppenflügeln derselben Spezies zu untersuchen, da sich die Tracheen bei der Abtrennung der Flügel häufig zusammenknäueln und besonders in ihren Endverzweigungen ihre normale Lage aufgeben. Gelungene Präparate hielten sich in Glyzerin über eine Woche lang.

Zur Untersuchung des Imaginalflügels ist in allen Fällen seine Abtrennung notwendig. Lebende Tiere wurden dazu vorher mit Äther betäubt. Die Abtrennung des Imaginalflügels in Glyzerin vorzunehmen, erwies sich deshalb nicht als nötig, weil im allgemeinen der Hauptteil ihres Tracheensystems aus dem Flügel zurückgezogen ist. Die Abtrennung erfolgte daher hier einfach in der Luft. Untersucht wurde der abgetrennte Flügel dann in Wasser oder Glyzerin bei durchfallendem Licht.

Der Verfolgung der Tracheen in den proximalen Flügelteilen waren in vielen Fällen dunkle Pigmentierung, dichte Behaarung oder andere Oberflächenstrukturen, auch starke Faltenbildung hinderlich. In letzteren Fällen genügte es bisweilen, die Oberfläche zu rasieren. Zur Entfernung der Pigmente pigmentierter Adern der Ichneumoniden leistete mir Aufhellung der Flügel mit Diaphanol gute Dienste. Es erwies sich dabei als ausreichend, die Objekte 24 Stunden in dieser Flüssigkeit zu belassen. Soweit möglich, wurde schließlich durch Eröffnung und Präparation des Thorax die Verbindung zwischen Flügeltracheen und Körpertracheen untersucht.

Ferner wurden Versuche unternommen, die Tracheen nach Auspumpen der Luft unter der Luftpumpe durch Farbflüssigkeiten sichtbar zu machen, jedoch ohne Erfolg. Vielleicht ist der Grund für das Mißlingen dieser Experimente, bei denen die betäubten Hymenopteren in der Flüssigkeit lagen, ein Stigmenverschluß.

Ausgehend von dem Gedanken, daß bei entsprechendem Vorgehen — entgegen der bisherigen ungünstigen Urteile — wie bei anderen Insektenordnungen auch bei den Hymenopteren das Tracheensystem eine zuverlässige Grundlage für die Homologisierung der Flügeladern abgeben würde, untersuchte ich zunächst das Tracheensystem von Puppen- und Imaginalflügeln des mir zugänglichen Materials und ging dann zur vergleichenden Untersuchung der Flügeladerung der einzelnen Hymenopterengruppen über.

Das Tracheensystem des Puppenflügels.

1. Apis mellifica L.

a) Vorderflügel.

Puppen der Honigbiene im frühesten Stadium, d. h. noch während des Abstreifens der letzten Larvenhaut und im Verlauf des ersten Tages (wir wollen dafür der Kürze halber die Bezeichnung Stadium I einführen) halten die Flügelscheiden dem Körper stark genähert, eng an ihn angedrückt. In der für die Pupa libera charakteristischen Weise sind sie als sackartige Ausstülpungen der äußeren Körperwand abgegliedert. Im Lumen des von Hypodermiszellen ausgekleideten Sackes finden sich außer Körperflüssigkeit und Fett die den Gasaustausch im sich bildenden Flügel vermittelnden Tracheen. Die letzteren kommunizieren mit den trachealen Längsstämmen des übrigen Körpers.

Auf dem Stadium I (Abb. 1) sind die Flügelscheiden ganz glatt; sie zeigen keine Wülste und Gruben auf der Ober- und Unterseite; das Adersystem erscheint also noch nicht vorgebildet. Dagegen ist das Tracheensystem hier bis in seine kleinsten Verzweigungen entwickelt. Ohne Mühe kann man seinen Verlauf verfolgen. Von der Flügelbasis nach der Flügelspitze zu erstrecken sich drei Tracheenhauptäste, die bereits mit Luft gefüllt sind, auch wenn sich die Puppe noch in der letzten Larvenhaut befindet. Im Gegensatz dazu steht nach persönlicher Mitteilung von Herrn Dr. Bischoff eine von ihm an der Puppe von *Cemonus* gemachte Beobachtung. Dort füllten sich die Flügeltracheen erst allmählich, während des Abstreifens der Larvenhaut, wobei das Ein-

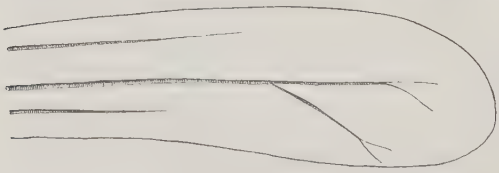

Abb. 1. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden Puppe von *Apis*, Stadium I.

treten der Luft bei der Betrachtung unter den Binokular zu einem Vergleich mit steigenden Quecksilberfäden förmlich herausforderte. Der vordere und hintere der drei Tracheenstämme (Abb. 1) verlaufen etwa parallel mit dem Vorder- bzw. Hinterrand des Flügels und bleiben un-

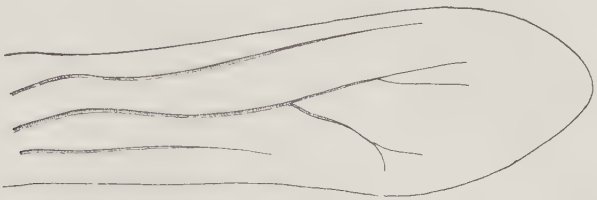

Abb. 2. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden Puppe von *Apis*, Stadium II.

gegabelt. Der mittlere, die Medialtrachee, gabelt sich, nachdem er die Mitte des Flügels durchschnitten hat, in zwei Äste, von welchen jeder einzelne sich wieder aufspaltet. In diesem Entwicklungszustand haben, wie wir sehen werden, die Tracheen im Basalteil des Flügels die Lage der Hauptlängsadern. Die Äste der Medialtrachee allerdings entsprechen nicht der Imaginalflügeladerung, insofern die Gabelungsstellen hier dem Flügelrand stärker genähert sind, als beim Imaginalflügel. Bei Puppen vom Alter eines Tages, Stadium II (Abb. 2), sind entsprechend dem stärkeren Wachstum der Flügelspitze, die Gabelungsstellen vom Spitzenrande abgerückt und befinden sich jetzt mehr in der Nähe der Mitte des Flügels, wobei nun die Äste kleine Biegungen machen. Auf diese Weise werden auch die Hauptgabelungsstellen der Adern des Imaginalflügels und ihre Richtung wenigstens teilweise durch die Lage des Tracheensystems bestimmt.

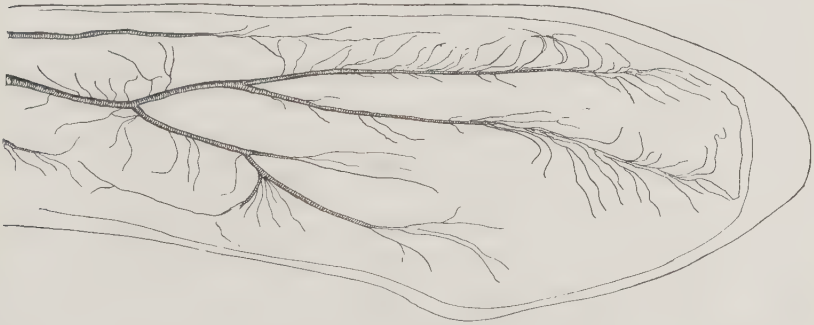

Abb. 3. Tracheensystem des präparierten Vorderflügels einer Puppe von *Apis*, Stadium II.

Sorgfältig vom Körper abgelöst und in der oben angegebenen Weise präpariert, zeigt ein Flügel des Stadiums II (Abb. 3) das Tracheensystem vollständig entwickelt. In der Spitzenhälfte des Flügels geben die Längstracheenäste in ihrer ganzen Länge zahlreiche kleine Zweige

ab. Einige von diesen beginnen, sich einander zu nähern. Diesen Veränderungen am Tracheensystem gegenüber hat die Oberfläche des Flügels ihr ursprüngliches Aussehen durchaus bewahrt. Dorsal wie ventral ist sie vollständig glatt. Die beiden Flügelmembranen sind mit ihren Innenflächen gleich weit voneinander entfernt. Das Tracheensystem flottiert frei in der im Innern des Flügels enthaltenen Flüssigkeit, läßt aber deutliche Anklänge an die erst später auftretende Aderung erkennen.

Bei Puppen im Alter von 2 Tagen, Stadium III (Abb. 4), dagegen erscheinen an der Oberfläche der Flügel zunächst nur bei geeigneter Beleuchtung sichtbar Wülste, von denen die größten in der Querrichtung verlaufen und flache Gruben einfassen. Diese Wülste, die die ersten Spuren der künftigen Flügeladern, wenigstens an der Basis des Puppenflügels darstellen, verlaufen nun in der Richtung der Tracheenstämme, die sich an diesen Stellen befinden. Es haben also die Adern bereits im Augenblick ihrer Entstehung die Lage bekommen, die sie im Imaginalflügel besitzen, wenn auch die geringe Tiefe der Gruben und die Breite der

Abb. 4. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden Puppe von *Apis*, Stadium III.

Wülste die Entstehung scharfer Winkel verhindert. Im Spitzenteil des Flügels gehen die Adern und Wülste ineinander über und infolgedessen kann man ihre Grenzen nicht mehr recht unterscheiden. Dabei ist zu bemerken, daß die Flügelscheide der Puppe nicht eine bloße verkleinerte Wiedergabe des Imaginalflügels darstellt, sondern daß offensichtlich im Spitzenteil derselben die Wülste näher aneinander gerückt und auch dem Flügelrande selbst mehr genähert erscheinen, als dies bei den entsprechenden Adern des Imaginalflügels der Fall ist. Man hat den Eindruck, daß die Spitzenregion der Flügelscheide gegenüber der des Flügels der Imago gestaucht ist.

Bezeichnend für die geringe Stabilität der Gruben und Wülste ist die Tatsache, daß schon der Druck des Deckgläschens genügt, um bei einem Präparat eines Flügels von diesem Stadium diese verschwinden zu lassen (Abb. 5). Es treten dann an Stelle der Wülste blasse, unscharf begrenzte Streifen auf, die die Richtung der Tracheen haben, und die das Lumen der Adern andeuten. Die blasse Farbe dieser Linien deutet nach der Auffassung mancher Autoren daraufhin, daß zwischen den Zellen der „Adern" und denen der übrigen Teile der Hypodermis eine Differenzierung entstanden ist.

Der Zustand des Tracheensystems auf diesem Stadium ist der folgende: In die Wurzel des Vorderflügels tritt eine Trachee, wahrscheinlich ein Ast der seitlichen Dorsaltrachee des Körpers der Puppe ein, um sich sogleich in zwei Äste zu teilen, den *radialen* und *mediocubitalen*. Von letzterem dieser beiden entspringen zwei Tracheenäste, die *Medialtrachee* und die *Cubitaltrachee*. Ohne irgendwelche Gabelungen zu erfahren, verlaufen die Radial- und Cubitaltrachee nach der Flügelspitze, dem Vorder- und Hinterrande des Flügels parallel gehend. Beide Tracheen geben dabei in ihrer ganzen Länge zahlreiche, seitliche Zweige ab. Die mittlere oder Medialtrachee ist die am stärksten entwickelte des Puppenflügels von *Apis* und zwar auf Kosten der Radial- und Cubitaltrachee. Ganz richtig hat ADOLPH (S. 50) seinerzeit erkannt, daß sich die Trachee der Medialader „in breitester Entfaltung . . . entwickelt". Da er aber von der unglücklichen Theorie der konvexen und konkaven Falten und Linien ausging, hat er die richtige Folgerung aus seiner Beobachtung nicht gezogen, sondern vielmehr die Erklärung gewählt, die Medialader der Hymenopteren sei verloren gegangen.

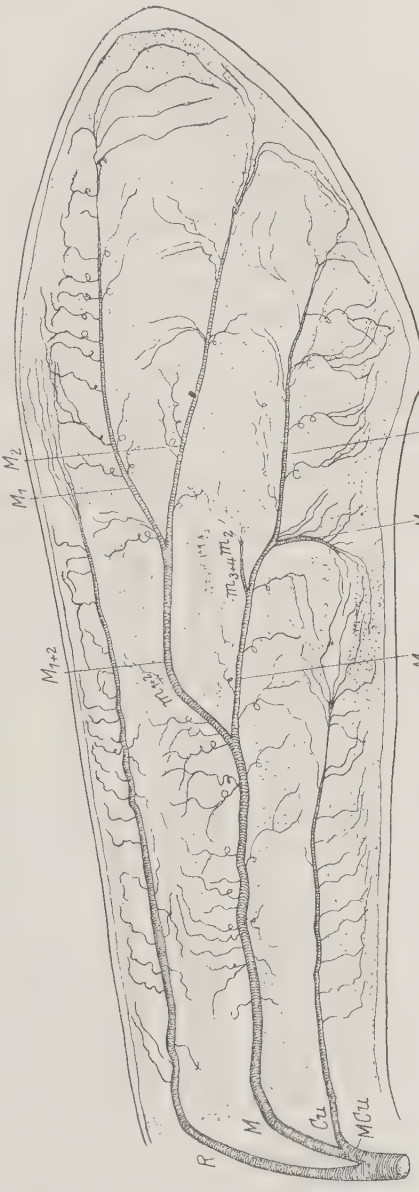

Abb. 5. Tracheensystem des präparierten Vorderflügels einer Puppe von *Apis*, Stadium III.

Die *Medialtrachee* ist bei ihrem Eintritt in den Flügel ungegabelt, läuft parallel der Radial- und Cubitaltrachee und gabelt sich erst in der Mitte des Flügels in zwei Äste: M_{1+2} und M_{3+4}. Der vordere Ast (M_{1+2}) ver-

läuft zunächst schräg nach vorn (Abb. 5), um dann im stumpfen Winkel umzubiegen, wobei er an der Umbiegungsstelle kleine Zweige, Tracheolen $m_{1\ 2}\ r$ nach der Radialtrachee hin zugibt. Dann nimmt er seine Richtung nach der Flügelspitze zu und gabelt sich nochmals in zwei Äste M_1 und M_2, geht weiter in der Richtung nach der Flügelspitze, wobei gegen den Vorderrand des Flügels hin kleine Zweige abgegeben werden, die sich untereinander und mit solchen, die von der Radialtrachee kommen, verbinden, und Schleifenwindungen beschreiben; M_2 entfernt sich im spitzen Winkel allmählich von M_1 und verläuft gleichfalls nach dem Spitzenrand zu. In der Richtung auf M_1 zu gibt sie kleine Zweige ab. Diese sammeln und biegen sich so, daß sie unter gleichzeitiger Vereinigung mit entsprechenden Zweigen von M_1 die Lage einnehmen, die später die Queradern zwischen M_1 und M_2 haben.

Der hintere Ast der ersten Gabel $M_{3\ 4}$ läßt in Richtung auf M_2 einen Zweig $m_{3\ 4}\ m_2$ abgehen, macht dann eine Biegung nach hinten und gabelt sich in zwei Äste, M_3 und M_4. M_3 läuft zum Flügelrand, wobei nach beiden Seiten und nach der Flügelspitze zu zahlreiche Tracheolen abgehen. Von diesen biegen sich einige so nach M_2 hin, daß sie den Queradern des Imaginalflügels zwischen M_2 und M_3 entsprechen. Die Trachee M_4 läuft nach hinten und entläßt dabei seitlich eine Anzahl von Zweigen, wobei die von ihrem Ende ausgehenden sich nach der Basis des Flügels zu richten, also rückläufig werden. Sie treten in Verbindung mit denen, die von der Cubitaltrachee kommen (Abb. 5).

Hingewiesen sei noch darauf, daß gegen den Flügelaußenrand, die Radial- und Cubitaltrachee und die Medialtracheenäste (M_1, M_2, M_3, M_4) in zahlreichen Zweigen ausstrahlen, die parallel zum Flügelaußenrand nach vorn und hinten aufeinander zu streben. Diese Ausspaltung in Randtracheolen, sowie die allgemein zu beobachtende Abgabe von Tracheolen im übrigen Flügel hängt offensichtlich mit der für die Ausbildung des Imaginalflügels nötigen Sauerstoffzufuhr zusammen.

Vom Alter von 3 Tagen an ist das Tracheensystem des Puppenflügels von *Apis* nicht mehr in der Klarheit, wie bisher zu verfolgen. Es rührt das davon her, daß infolge der Raumbeschränkung in der Puppenhülle der in die Länge und Breite wachsende Flügel gezwungen wird, sich zu falten (Abb. 6). Er legt sich in Längs- und Querfalten. Auch die Behaarung der Flügel beginnt jetzt in Erscheinung zu treten. Um das Verhalten des Tracheensystems verfolgen zu können, ist es daher nötig, den Puppenflügel abzupräparieren, und ihn auseinander zu falten. Tut man dies am Tage vor dem Ausschlüpfen, Stadium IV, so zeigt sich, daß das Tracheensystem zerrissen ist und sich größtenteils in den Basalteil des Flügels zurückzog. Allein die Radialtrachee nimmt noch ihre ursprüngliche Lage ein, ganz in Übereinstimmung mit der normal geschlüpften Imago. Die Ursache dieser Erscheinung hat man

zweifellos darin zu sehen, daß die Tracheen der Streckung des Flügels während des Wachstums nicht zu folgen vermögen.

Durch diese Faltung des Flügels in der Flügelscheide der Puppe, werden auch die bereits erwähnten, blassen Streifen, die sich allmählich

Abb. 6. Gefalteter Vorderflügel einer Puppe von *Apis*.

zu den Adern entwickeln, mitverlagert, da sie Kutikularbildungen darstellen. Die Differenzierung der Adern erfolgt dabei von sich gegenüberstehenden Zellen der dorsalen und ventralen Flügelmembran. Entsprechend dem Wachstum der Flügel und der fortschreitenden Ausbildung der Adern wachsen diese in die Dicke und Länge. Mit dem Augenblick des Ausschlüpfens glätten sich die Falten des Flügels. Die beiden Flügelmembranen haben sich nunmehr dicht aufeinander gelegt. Um sie zu trennen, wendet man am besten Kalilauge an. Die Adern, die der Hauptsache nach eine rinnenförmige Differenzierung der unteren Flügelmembran darstellen, sind durch die Annäherung der oberen Flügelmembran zu Röhren geworden, die sich von der Flügelmembran durch ihre

Abb. 7. Vorderflügeladerung einer Imago von *Trichiosoma*.

größere Festigkeit und stärkere Pigmentation unterscheiden. Auch enthalten sie Körperflüssigkeit, die im Hohlraum der Adern als letzten Rest des ursprünglichen Lumens des pupalen Flügelsackes zurückgeblieben ist. Spuren der ursprünglichen Querfaltung der Queradern des Imaginalflügels sind regelmäßig zu beobachten (Abb. 7) und fallen als

scheinbare Unterbrechungen in dieser Ader auf. Im ersten Augenblick erinnern sie an die Spiralstruktur von Tracheen. In der Tat hat gerade dieses Verhalten zu der falschen Deutung Anlaß gegeben, die Adern wären modifizierte Tracheen.

b) Hinterflügel.

Dieselbe Entwicklung, die wir beim Tracheensystem des Vorderflügels der Honigbiene kennen lernen, finden wir auch bei deren Hinterflügel. Die 2 Tage alte Puppe (Stadium III) zeigt folgende Anordnung des Tracheensystems des Hinterflügels (Abb. 8). Im Basalteil des Flügels tritt eine Haupttrachee auf, von der die Radial- und Mediocubitaltrachee entspringen. Von der Mediocubitaltrachee nehmen die Medial- und Cubitaltrachee ihren Ursprung. Es sind also drei Haupttracheenäste nachzuweisen. Radialtrachee, Medialtrachee und Cubitaltrachee.

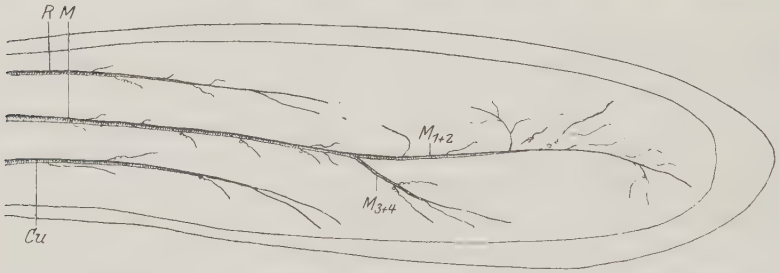

Abb. 8. Tracheensystem des präparierten Hinterflügels einer Puppe von *Apis*, Stadium III.

Radial- und Medialtrachee sind ungegabelt und gehen mit dem Vorder- bzw. Hinterrand des Flügels parallel. Sie strahlen in viele Tracheolen aus. Die Medialtrachee teilt sich dagegen in der Mitte des Flügels in zwei Äste: M_{1+2} und $M_{3\ 4}$. Erstere setzt im ganzen die Richtung der Haupttrachee fort, richtet sich nach der Flügelspitze und erreicht sie. Auch diese Trachee strahlt in der Flügelspitze eine Anzahl kleiner Tracheolen aus. Der Ast $M_{3\ 4}$ zieht nach dem Hinterrand des Flügels und entsendet gleichfalls viele kleine Zweige.

2. Der Puppenflügel anderer Aculeaten.

Lage und Form des Tracheensystems der Puppenflügel stimmen, wie es scheint, bei allen Aculeaten weitgehend überein. Besonders zeigen die wichtigen Gabelungsverhältnisse der Medialtrachee große Beständigkeit. Die Übereinstimmung geht so weit, daß eine ausführliche Darlegung der von mir untersuchten Tracheen des Puppenvorder- und -hinterflügels von *Vespa germanica* L., *Trypoxylon figulus* L. (Abb. 9), *Pemphrodon* spec. (Abb. 10) nur eine Wiederholung der von *Apis* geschilderten Verhältnisse bedeuten würde. Ich beschränke mich daher,

auf meine Figuren hinzuweisen. Die gleiche Übereinstimmung stellte Herr Dr. Bischoff nach noch unveröffentlichten, mir freundlicherweise zur Verfügung gestellten Untersuchungen auch für *Osmia*, *Crabro*, *Cemonus* (Abb. 11), *Trypoxylon* und *Odynerus* fest.

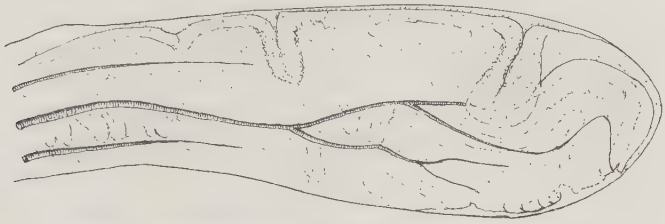

Abb. 9. Gefaltete Vorderflügel einer Puppe von *Trypoxylon*.

Abb. 10. Vorderflügel einer lebenden, jungen Puppe von *Trypoxylon*.

Abb. 11. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden, jungen Puppe von *Cemonus*.

3. Trichiosoma lucorum L.

Etwas verwickelter, als bei *Apis* und den anderen Aculeaten erweist sich das Tracheensystem von *Trichiosoma* (Abb. 12). Leider hatte ich hiervon nur eine einzige Puppe zur Verfügung, die bis ins Imaginalstadium hinein verfolgt werden mußte. Es durfte also eine Präparation der Puppenflügel nicht vorgenommen werden. Die Tracheen konnten daher nur am lebenden Tier betrachtet werden. Aus dem gleichen Grunde mußte auch eine Untersuchung der Tracheen des Hinterflügels unterbleiben. Ungeachtet dieser Umstände erwies die Tracheenuntersuchung gerade hier bemerkenswerte Verhältnisse.

Das hier geschilderte Stadium (Abb. 12) der Flügelentwicklung entspricht einem Alter der Puppe, die als Larve in meinen Besitz kam, von

6 Tagen. Auf der Oberfläche des Flügels sind die Wülste und Gruben wenigstens zum Teil so gut erkennbar, daß es leicht ist, sie mit den entsprechenden Adern und Zellen des Imaginalflügels in Beziehung zu setzen. Ich will daher hier diese Wülste und Gruben mit den für die Adern und Zellen gebräuchlichen Bezeichnungen belegen. Ganz wie bei *Apis* werden freilich auch hier infolge der Breite der Wülste und der geringen Tiefe der Gruben die Entstehung scharfer Winkel verhindert.

Beginnen wir am Vorderrand, so können wir in der proximalen Hälfte des Flügels vier Längswülste unterscheiden, die R-, M-, Cub.- und A-Adern entsprechen. Ein Wulst, der der Costalader entspricht, fehlt hier. In der Spitzenhälfte des Flügels gehen Gruben und Wülste ineinander über, immerhin kann man einige Zellen unterscheiden.

Vom Tracheensystem sind auf diesem Stadium im Puppenflügel von *Trichiosoma* vier Längsstämme entwickelt. Parallel dem Vorderrand des Flügels finden wir die Costaltrachee, die einästig und in ihrem Ver-

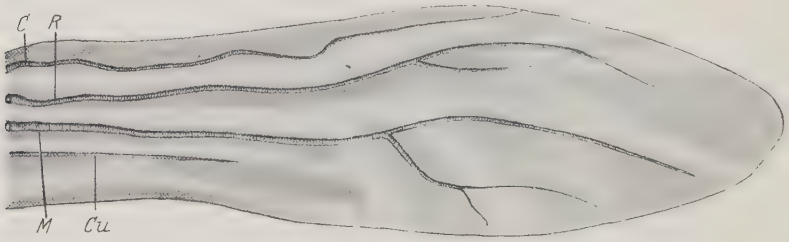

Abb. 12. Tracheensystem des Puppenvorderflügels von *Trichiosoma*.

lauf spiralig gekrümmt ist. Die Spitze des Flügels erreicht sie nicht. Die folgende Trachee ist die Radialtrachee, die der Costa parallel läuft und sich, wenn sie die Flügelmitte überschritten hat, in zwei Äste gabelt, die hier zunächst unbenannt bleiben sollen. Der erste dieser zwei Äste läuft parallel dem Vorderrande des Flügels, um beinahe dessen Spitze zu erreichen. Der zweite Ast ist kürzer. Als dritte Längstrachee folgt die Medialtrachee, die sich fast in der Mitte des Flügels in zwei Äste gabelt. Der vordere Ast läuft nach der Flügelspitze zu, dem Medialwulst, den wir an dieser Stelle finden, folgend. Dieser Ast erreicht die Flügelspitze. Der hintere Ast begibt sich nach dem Hinterrand des Flügels, biegt etwas nach hinten, wobei er den Wülsten folgt, und gabelt sich dann in zwei Äste, die den Medialwülsten M_3 und M_4 entsprechen. Der letzte Tracheenstamm ist die Cubitaltrachee, die der Medialtrachee parallel läuft.

Unzweifelhaft hätte die Untersuchung des Puppenflügels von *Trichiosoma* nach Präparation, die aus dem angegebenen Grunde nicht vorgenommen werden konnte, noch feinere Verzweigungen erkennen lassen.

Auch ist beim Vergleich mit der Abbildung zu bedenken, daß die Wölbung des Puppenflügels, sowie sein weites Lumen bei der Untersuchung des lebenden Tieres eine gewisse optische Verziehung bewirkt. Nur eine Folge dieser ist es, wie mir das Studium der gleichen Verhältnisse bei Aculeaten mit genügender Sicherheit gezeigt hat, daß die Tracheen nicht völlig mit den entsprechenden Wülsten zusammenfallen. Daß den von mir bei der *Trichiosoma*-Puppe vorgefundenen Verhältnissen allgemeinere Geltung zukommt, ergab die Untersuchung von Imagines anderer Symphyten Hymenopteren, die auch im Imaginalzustande in den Flügeln ein vollentwickeltes Flügeltracheensystem besitzen.

Das Tracheensystem des Imaginalflügels.

1. Allgemeines.

Wie bereits mehrfach erwähnt, zieht sich bei der Entfaltung des Flügels und zwar des Vorder- wie des Hinterflügels im Augenblick des Ausschlüpfens der jungen Imago aus der Puppenhülle das Tracheensystem bei der großen Mehrzahl aller Hymenopteren aus dem Flügel zurück. Nur die Radialtrachee bleibt häufig als Ganzes oder wenigstens zum Teil in ihrer Lage erhalten. So fand ich eine vollständig erhaltene Radialtrachee bei allen von mir untersuchten Imagines von *Trypoxylon*. Eine teilweise erhaltene Radialtrachee beobachtete ich bei *Arge rosae*.

2. Siricidae.

Hin und wieder beobachtet man ein in großer Ausdehnung erhaltenes Tracheennetz im Imaginalflügel. Das scheint ohne Ausnahme bei den Siriciden im engeren Sinne der Fall zu sein. Außerdem ist es bei *Orussus* stets nachweisbar, wenn auch die distalen Teile sich etwas zurückgezogen haben. Bei frisch ausgeschlüpften Individuen mancher Chalcididen und Braconiden (*Lariophagus* und *Habrobracon*) war es in einer Ausbildung vorhanden, die den Verhältnissen in der Puppe entspricht oder wenigstens nahekommt.

Recht auffallend ist das Tracheensystem im Imaginalflügel einiger Ophioninen, wo es in einem abweichenden Verlauf uns entgegentritt. Eine starke Verdunkelung der Adern verhindert in vielen Fällen eine deutliche Sichtbarkeit der in ihnen befindlichen Tracheen zur Aufhellung konnte in einigen Fällen mit Erfolg Diaphanol angewandt werden.

3. Tremex.

Am eingehendsten wurden von mir die Verhältnisse am Flügel von *Tremex* untersucht (Abb. 13).

a) Vorderflügel.

Hier treten in die Flügelbasis zwei Tracheenhauptäste ein, von denen ich dem ersteren, den Namen *Costoradial* (CR), dem zweiten (hinteren)

den Namen *Medioanal*(MA)-Ast gebe. Von diesen beiden Ästen entspringen alle Tracheen, die wir im Vorderflügel von *Tremex* finden.

Vom *costoradialen Vorderflügelstamm* nehmen zwei Äste: *Costa* und *Radius* ihren Ursprung. Die *Costa* (C) ist ungegabelt und in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Schmetterlingen überhaupt den meisten Insekten kräftig entwickelt. Sie nimmt ihren Platz entlang des Vorderrandes des Flügels ein und endet in der Umgebung des Stigmas. In der Richtung auf den Radius zu gibt sie zahlreiche Tracheolen ab. Eine Subcostaltrachee und Ader fehlt den Siriciden.

Die *Radialtrachee* (R) ist der zweite Ast der Costoradialtrachee. Nach ihrem Abgang von der Costa läuft sie zuerst parallel zu dieser, um sich dann auf eine kurze Strecke von ihr weg zu krümmen, eine Krümmung, die für die morphologische Besonderheit dieses Teiles des Hymenopterenflügels Bedeutung besitzt, insbesondere für die richtige Beurteilung der entsprechenden Ader bei anderen symphyten Hymenopteren, die in der Literatur entweder mit dem indifferenten Namen „Intercostalader" oder z. B. bei Max Gillivray als Subcosta bezeichnet wird.

Nach dieser Krümmung zieht die Radialtrachee wieder parallel der Costa und dem Vorderrand des Flügels entlang, und gabelt sich dann in der distalen Flügelhälfte mehrfach. Die erste Gabelung vollzieht sich in der Gegend des Stigmas. Der vordere Ast R_1 geht dabei zum vorderen Rand des Flügels. Die Abzweigungsstelle befindet sich etwa in der Flügelgegend, die vom Ende der *Costa* erreicht wird, deren Richtung R_1 dann fortsetzt. Der hintere Ast — *Radialsektor* (R_s) - ist gewissermaßen eine Fortsetzung der Hauptradialtrachee; er erstreckt sich nach der Flügelspitze zu. Bevor der Radialsektor die letzte Querader erreicht, gabelt er sich und der vordere Ast dieser Gabelung, R_2, der parallel R_1 geht, läuft auf die Flügelspitze zu. Der zweite Ast R_{3+4} liegt zunächst dem Vorderast dicht an. Nachher biegt er nach hinten um, dabei der letzten Querader folgend, bis zur nächsten Längsader, dann diese flügelspitzenwärts begleitend. Er gabelt sich auf diesem Wege bei *Paururus* in zwei eng nebeneinander verlaufende Zweige, die nur R_3 und R_4 sein können.

Als eine auffällige Anomalie sehen wir von der Radialtrachee im Bereich des Zwischenraumes zwischen den beiden ersten Queradern einen Ast abgehen, der zunächst der Radialtrachee eng angeschmiegt bleibt, dann nach unten abbiegt und der Längsader folgt bis zur Umbiegungsstelle von R_{3+4}. Auch das Verständnis dieser Tracheenäste ist von großer Bedeutung für die richtige Beurteilung der Aderverhältnisse des Hymenopterenflügels. Wie wir bei der Besprechung der Puppenflügeltracheen von *Apis* sahen (Abb. 5), gabelt sich die Radialtrachee dort nicht. An Stelle des eben erörterten „anomalen" Astes

fanden wir dort einen vom folgenden Tracheenhauptstamm kommenden Zweig. Dieser Umstand, daß also eine und dieselbe Ader von verschiedenen Tracheen her versorgt werden kann, hat Comstock und Needham die Flügeladerhomologisierung sehr erschwert und sie zur Ablehnung der Benutzung der Tracheen als Hilfsmittel der Homologisierung geführt. Dem in Rede stehenden Tracheenast von *Tremex* gebe ich die Bezeichnung R_5.

Medioanaler Vorderflügelstamm:

Von dieser Trachee der Flügelwurzel entspringen drei Haupttracheenäste: *Media* (*M*), *Cubitus* (*Cu*) und *Analis* (*A*) (Abb. 13). *Media* und *Cubitus* haben eine gemeinsame Wurzel, während die *Analis* gesondert ein Stück weiter hinten entspringt. Die Wanderung der Media vom ersten zum zweiten Tracheenstamm der Flügelwurzel, die wir jetzt als *Medioanal*-Stamm bezeichnen, von dem sie die erste Trachee ist,

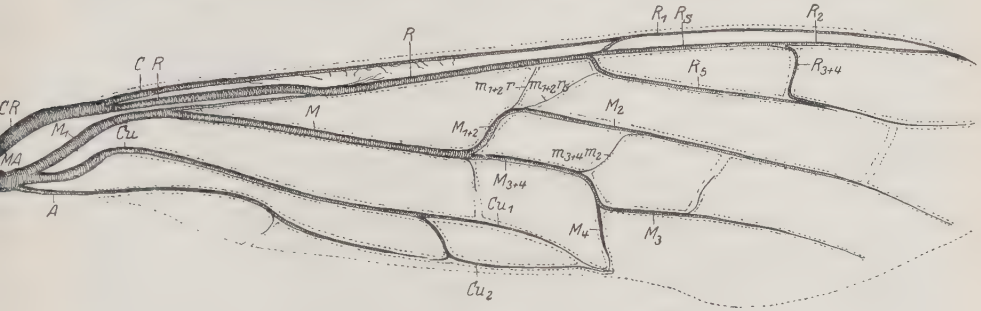

Abb. 13. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Tremex*.

bedeutet unzweifelhaft einen der größten Schritte des Spezialisierungsvorganges des Tracheensystems des Hymenopterenflügels. Daß es sich hier wirklich um die Media handelt, haben mir die im folgenden auszuführenden Untersuchungen der Puppen und Imaginaltracheensysteme überzeugend gezeigt.

Nach ihrer Trennung vom Cubitus verläuft die Media in der Richtung nach dem Radius zu, macht ein Knie und zieht nun sich allmählich vom Radius entfernend flügelspitzenwärts. An der Stelle der Krümmung gibt sie einen Zweig ab, der parallel mit dem Radius verläuft und unweit dessen erörterter Krümmung endet. Dieser Tracheenzweig ist von Comstock und Needham als reduzierte *Media* betrachtet worden. Die Haupt-Medialtrachee, die im Flügel von *Tremex* am stärksten entwickelt ist, werden wir als *M* bezeichnen. Diese Trachee entfernt sich nach ihrem Eintreten in den Flügel allmählich von der Radialtrachee und gabelt sich in der Nähe der Flügelmitte in zwei Äste, M_{1+2} und M_{3+4}. Anfangs liegen die beiden Äste dicht nebeneinander, dann richtet sich M_{1+2} nach vorn und gibt zwei Zweige ab, von denen der erste m_{1+2} *r R*

zustrebt, während der andere $m_{1+2}\, r_5$ nach R_5 verläuft; $m_{1+2}\, r_5$ könnte auch als schwach entwickelte M_1 aufgefaßt werden. An der Stelle, wo M_{1+2} diese beiden Äste abgibt, biegt sie um und verläuft als M_2 nun in der Richtung auf den Spitzenrand zu. Der hintere Ast M_{3+4} setzt zuerst die Richtung der Haupttrachee fort und macht dann zwei Biegungen nach hinten und nach dem Flügelspitzenrand. Bei der ersten Biegungsstelle entsendet er einen kleinen Zweig $m_{3+4}\, m_2$ in der Richtung nach M_2. An der zweiten Biegungsstelle gabelt sich M_{3+4} in die beiden Äste: M_3, die nach dem Flügelspitzenrand geht, und M_4, die nach dem Flügelhinterrand zu ausläuft, um in der Nähe der Enden der beiden Cubitusäste, die dicht nebeneinander verlaufen, aufzuhören.

Der zweite Ast der Mediokubitaltrachee ist die *Cubitaltrachee*. Nach ihrer Abzweigung von der Medialtrachee macht sie noch im Bereich der Flügelwurzel eine Krümmung, die der der Medialtrachee entgegengesetzt ist, richtet sich aber dann wieder nach vorn, tritt in die Flügelmembran und verläuft fast parallel der Medialtrachee. Kurz vor der Stelle, wo sich die Medialtrachee gabelt, gabelt sich auch die Cubitaltrachee in zwei Äste Cu_1 und Cu_2. Von diesen setzt Cu_1 die Richtung der Hauptcubitaltrachee fort und begibt sich so allmählich an den Hinterrand des Flügels, wo sie sich mit Cu_2 trifft, neben der sie dann eine Strecke unmittelbar entlang läuft bis zu der Endstelle von M_4. Cu_2 zieht nach ihrem Abgang von Cu_1 nach hinten zum Flügelhinterrand. Bevor sie an diesem spitzenwärts entlang läuft, entläßt sie in der Richtung nach der Basis des Flügels einen kleinen Zweig, der sich dem Ende der Analtrachee nähert. Gelegentlich entsendet Cu_1 noch einen kleinen überzähligen Zweig nach dem Hinterrand des Flügels, der sich gleichfalls in die Nähe von Cu_2 begibt und dem dann als Abnormität eine überzählige Ader entspricht. Die *Analtrachee* geht von der Medioanaltrachee ab, bevor Media und Cubitus sich getrennt haben; nach ihrem Eintritt in die Flügelmembran verläuft sie etwa parallel der Cubitaltrachee, gibt etwa in der Hälfte ihrer Länge hinterrandwärts einen kleinen Zweig ab und läuft dann selbst am Flügelhinterrand entlang.

b) Hinterflügel.

Wie beim Vorderflügel treten auch in die Basis des Hinterflügels zwei Tracheenhauptäste ein: *Costoradial-* und *Medioanalast*. Von diesen beiden Ästen entspringen alle Tracheen, die wir im Hinterflügel von *Tremex* finden (Abb. 14). Vom *Costorodialstamm* nehmen zwei Äste, *Costal-* und *Radialtrachee* ihren Ursprung. Erstere nimmt den Proximalteil des Flügelvorderrandes ein. Die *Radialtrachee* verläuft nach ihrem Abgang von der Costaltrachee dieser zunächst parallel, um unweit der Stelle, an der die Costaltrachee aufhört, den Ast R_5, zu entsenden, der die Flügelspitze erreicht. Nach Abgabe dieses Astes verläuft die Radial-

trachee, in dem sie sich nach vorn wendet und den distalen Vorderrand des Flügels einnimmt. Die Flügelspitze erreicht sie nicht. Bei der Reduktion, die Aderung und Tracheensystem in diesem Teil des Hinter-

Abb. 14. Tracheensystem des Hinterflügels einer Imago von *Tremex*.

flügels erfahren haben, ist es ungewiß, welchem Radialast bzw. welchen Ästen die betreffende Trachee und Ader entsprechen.

Medioanalstamm.

Von diesem Stamm entspringen in der Flügelwurzel zwei Haupttracheenäste: Medial- und Cubitaltrachee. Der kleine Ast, den ich im Vorderflügel an der Basis der Medialtrachee feststellen konnte, vermochte ich im Hinterflügel nicht aufzufinden. Der Abbildung nach, die Comstock und Needham vom Tracheensystem des Puppenflügels von *Tremex* gegeben haben, zu urteilen, ist dieser Ast jedoch in der Puppe vorhanden. Die Hauptmedialtrachee teilt sich in der Mitte des Flügels in zwei Äste, $M_{1\,.\,2}$ und $M_{3\ 4}$, die sich nach der Flügelspitze wenden. Die Cubitaltrachee ist ungegabelt und erreicht unter einer schwachen Biegung den Hinterrand des Flügels.

4. Andere Siriciden.

Bei den Siriciden *Sirex* (z. B. *Sirex gigas*), *Xeris* (*Xeris spectrum*) und *Paururus* (*P. juvencus*) fand ich die Tracheen und Aderverhältnisse derart übereinstimmend mit denen vom *Tremex*, daß ich von einer Darstellung derselben absehe.

5. Orussidae.

Die in ihrer systematischen Stellung umstrittene Gattung *Orussus* (Abb. 15) enthält im Vorderflügel drei Längstracheen, von denen die erste als Radius, die zweite als Media, die dritte als Cubitus aufgefaßt werden können. Der Radius läuft parallel zum Vorderrand des Flügels, umfaßt das Pterostigma und gibt an diesen R_5 ab. Bemerkenswert ist, daß sich hier die Tracheen im Imaginalflügel leicht aus den Adern entfernen und dann frei zwischen den Flügelmembranen liegen. Ob diese

Erscheinung bereits am lebenden Tier auftritt, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Medialtrachee entsendet gegen den Radius M_{1+2}, nähert sich ihm dabei stark und zeigt gewöhnlich dort viele gedrängte

Abb. 15. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Orussus*.

Schleifenwindungen. Gelegentlich ist auch M_{3+4} erkennbar. Die Cubitaltrachee zeigt keine Gabelung.

6. Braconidae.

Verglichen mit dem Tracheensystem der Siriciden erscheint das des Braconidenimaginalflügels beträchtlich reduziert. Auch fand ich die *Cubitaltrachee* regelmäßig aus der Flügelmembran zurückgezogen. Der folgenden Betrachtung liegen die Verhältnisse zugrunde, wie ich sie bei frisch ausgeschlüpften Exemplaren von *Habrobracon juglandis* Aschm. (Abb. 16) am Vorderflügel beobachtete. Aus dem Hinterflügel werden die Tracheen beim Ausschlüpfen der Imago zurückgezogen. Da die *Costaltrachee* hier völlig verschwunden ist, wird ihre Stelle von der *Radialtrachee* eingenommen, die somit den Vorderrand des Braconidenflügels versorgt. Beim Erreichen des Stigmas verläuft sie an dessen Hinterrand entlang, um kurz vor dessen Spitze aufzuhören. Ihre sämtlichen Äste sind verschwunden mit Ausnahme von R_5, der in der Mitte des Stigmas abgeht und sich nach der Flügelspitze zu richtet.

Abb. 16. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Habrobracon juglandis*.

Die *Medialtrachee* hat dieselbe Lage, wie bei den Siriciden. Leider ließen sich bei *Habrobracon* ihre Äste nicht bis zu ihren Enden verfolgen. An Ästen finden sich M_{1+2} und M_{3+4}. Da wir bei den aculeaten Hymenopteren gesehen haben, daß dort R_5 auf Kosten von M_1 rückgebildet ist, bei *Habrobracon* aber R_5 eine starke Entwicklung zeigt, glaube ich annehmen zu dürfen, daß der vordere Ast der Medialtrachee bei *Habro-*

bracon hauptsächlich als M_2 anzusprechen ist. Auch eine Cubitaltrachee habe ich nicht gesehen, so daß ich annehmen muß, daß sich dieselbe im Imaginalstadium zurückzieht. Bei den meisten Exemplaren der *Habrobracon*-Imagines vermißte ich übrigens auch die Medialtrachee.

7. Ichneumonidae.

Gegenüber dem oben beschriebenen Tracheenverlauf im Imaginalflügel von *Tremex* finden wir bei Ichneumoniden gänzlich abweichende Verhältnisse. Dies tritt besonders dann hervor, wenn das Trachcennetz in der ganzen Ausdehnung erhalten ist, wie dies für manche große *Ophioninen* zutrifft (z. B. *Allocamptus* und Verwandte; Abb. 17), die deswegen hier als Beispiel gewählt werden. Am Vorderrand des Flügels verläuft die Costaltrachee ähnlich wie bei *Tremex*. Der wichtigste Unterschied besteht darin, daß die Medialtrachee zu einem großen Teil mit der Radialtrachee verschmilzt. Den der Subcosta parallel ver-

Abb. 17. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago der Ichneumonidae (Ophioninen).

laufenden Tracheenstamm müssen wir also als $R + M$ bezeichnen. Vor dem Pterostigma entspringt aus dieser Haupttrachee ein Ast, der schräg nach hinten basalwärts verläuft und damit der sogenannten „Basalader" (i. d. Terminologie Schmiedeknechts) folgt. Später biegt diese Trachee unter spitzem Winkel um und zieht distalwärts. An der Biegungsstelle gibt sie zwei Äste ab, von denen der eine rücklaufend ist und schließlich die Flügelbasis fast erreicht. Der andere Ast läuft durch die als „Nervulus" in der Ichneumonidensystematik eine Rolle spielende Ader, biegt dann distalwärts und folgt der durch den Vergleich mit *Tremex* als Cubitalader zu bezeichnenden Ader in deren distalen Teil. In ihrem distal gerichteten Verlauf gibt die Medialtrachee schräg nach vorn einen Zweig ab, der eine Strecke weit die „Discocubitalader" durchzieht. Hinter dem Ursprung dieses Tracheenastes gabelt sich die Medialtrachee nochmals, indem sie einen Zweig, der M_3 entsprechen würde, in den „Nervus parallelus" entsendet. Der hintere Ast (M_4) läuft auf den Hinterrand zu und unweit desselben dann distalwärts diesem parallel. An der Stelle, wo er sich distalwärts umbiegt, entläßt er einen kleinen

Zweig, der der Flügelbasis zustrebt. Nach Abgabe des als Media aufzufassenden Tracheenzweiges verläuft die nunmehr isolierte Radialtrachee im Bereich des Pterostigmas zunächst parallel zum Flügelvorderrand, verläßt dann aber das Pterostigma, um sich in einer Richtung, die R_5 bei *Tremex* entspricht, fortzusetzen. Vorher hat sie einen Ast abgegeben, der am Hinterrand des Pterostigmas sich entlang zieht und den Flügelvorderrand eine Strecke weit begleitet. Die Trachee R_5 gabelt sich mehrfach und versorgt sämtliche Adern des Apikalteils des Flügels, dabei auch einen rückläufigen Ast in die „Discocubitalader" hineinsendend, der dort den Zweig der Medialtrachee erreicht.

8. Chalcididae.

Die Aderung des Chalcididenflügels ist außerordentlich weitgehend reduziert und beschränkt sich nur auf eine einzige gegabelte Ader, die unweit des Vorderrandes und später an diesem entlang läuft. Aus un-

Abb. 18. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Lariophagus*.

deutlichen Linien, die stellenweise an der Lagerung der Flügelbehaarung erkannt werden können, kann man auf einige verschwundene Adern schließen.

Das Tracheensystem, wie es noch im Imaginalflügel eines frisch ausgeschlüpften *Lariophagus* zu sehen ist, gibt einige weitere Anhaltspunkte. Trotzdem ist es aber nicht möglich, die einzelnen Tracheen mit Sicherheit zu deuten. Ich muß daher hier mich darauf beschränken, lediglich den Verlauf zu beschreiben (Abb. 18).

Die in die Vorderrandader eintretende Trachee folgt dieser und gabelt sich später, wobei sie einen Ast, der wohl R entsprechen dürfte, in den „Postmarginalnerv" längs des Vorderrandes entsendet. Der andere dürfte R_5 entsprechen, der die in der Aderungsterminologie des Chalcididenflügels als Radius bezeichnete Ader durchzieht und sich über diese hinaus in der Richtung auf die Flügelspitze zu verlängert.

Der zweite Tracheenstamm, der in den Chalcididenflügel eintritt, nimmt unabhängig von bestimmten Adern oder höchstens in einer gewissen Abhängigkeit von den Spuren solcher seinen Verlauf. Er gabelt sich in zwei Äste, von denen der vordere nochmals gegabelt ist.

Das Verhältnis des Tracheensystems zur Flügeladerung.

Comstock und Needham haben bereits im Jahre 1898 eine Darstellung der Aderung des Hymenopterenflügels nach der von ihnen auf Grund vergleichender morphologischer Studien gewonnenen Terminologie gegeben. Vergleichende Untersuchungen des Tracheensystems im Puppenflügel von *Tremex* und *Apis* ließen sie zu der Überzeugung kommen, daß die Flügeladerung nicht ohne weiteres in Beziehungen zum Tracheenverlauf zu bringen sei, da Adern, die nach ihrer Ansicht homolog waren, von Tracheen verschiedener Herkunft versorgt werden. Demnach kann nach ihrer Auffassung das Tracheennetz nicht zur Homologisierung der Adern herangezogen werden. Außerdem zeigen die Tracheen im Imaginalflügel oft starke Abbiegungen von den Hauptstämmen, die sie in der Flügelanlage der Puppe nicht aufweisen. Erst nachdem die Flügeladern angelegt sind und als blasse Bänder erscheinen, sollen die Tracheen von der Flügelbasis her in diese hineinwachsen. Schließlich

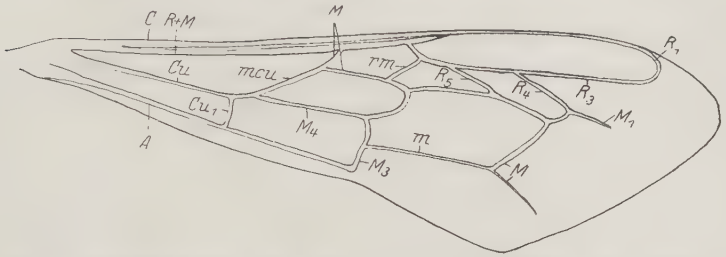

Abb. 19. Vorderflügeladerung einer Imago von *Apis* nach Comstock und Needham.

soll die Flügeladerung mancher tiefstehender Hymenopteren noch eine derartige sein, daß die Homologisierung mit den Adern des hypothetischen Typs der Flügeladerung der Insekten überhaupt möglich sei. Sie selbst geben daraufhin die Abbildung eines Imaginalflügels von *Apis*, in der sie die Aderbezeichnungen nach ihrem System eintragen (Abb. 19). Aufgenommen wurden diese Aderbezeichnungen durch Mac Gillivray, der nun seinerseits für die Symphyten, also tiefstehenden Hymenopteren ausführlich die Änderungen untersuchte, die das Adernetz in dieser Unterordnung der Hymenopteren erfährt und durch zahlreiche Abbildungen seine Darstellungen begleitete. Eine Nachprüfung der Grundlagen, die Comstock und Needham dazu geführt hatten, die ontogenetische Untersuchung der Flügeladerung für die Homologisierung der Adern abzulehnen, wurde nicht unternommen. In der Folgezeit wurde dann mehrfach, besonders von amerikanischen Autoren die Comstock-Needhamsche Methode angenommen und auch auf die akuleaten Hymenopteren angewandt. Als Beispiel hierfür möge die Abbildung eines Vespidenflügels (Abb. 20) nach Bradley mit der von ihm gebrauchten Terminologie dienen. Woodworth, der sich bezüglich der Deutung der

Aderung des Hymenopterenflügels Comstock und Needham nicht anschließt, gibt leider keine eingehendere Darstellung seiner Auffassung.

Neuerdings (1924) hat nun Tillyard auf Grund paläontologischen Materials eine etwas andere Deutung der Adern des Hymenopteren-

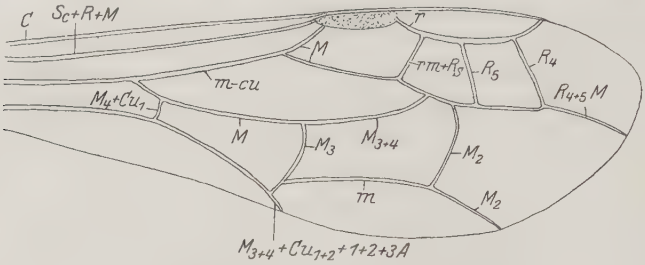

Abb. 20. Aderung eines Vespidenflügels — nach Bradley.

flügels versucht. Die betreffenden Fossilien stammen aus dem Perm von Kansas und sollen nach ihm Vertretern einer besonderen Ordnung *Protohymenoptera* angehört haben, die gewisse Beziehungen zu den Hymenopteren besessen hat. Er überträgt die aus der Aderung der Protohymenoptera erkannten Verhältnisse auf tiefstehende rezente Formen. Seine Auffassung ist in Abb. 21 niedergelegt.

Wie oben bereits bei der Besprechung des Tracheenverlaufs im Puppenflügel von *Apis* (Stadium I) auseinandergesetzt wurde, besteht das Tracheensystem bereits, ehe Adern sichtbar werden. Es wäre somit die Möglichkeit gegeben, daß die Tracheen in ihrem Verlauf das primäre darstellen könnten, die Adern aber in Abhängigkeit von deren Verzweigungen sich entwickelt hätten. Das Zusammenfallen von Längsadern und Haupttracheen legt diese Vermutung nahe. Eine zweite Möglich-

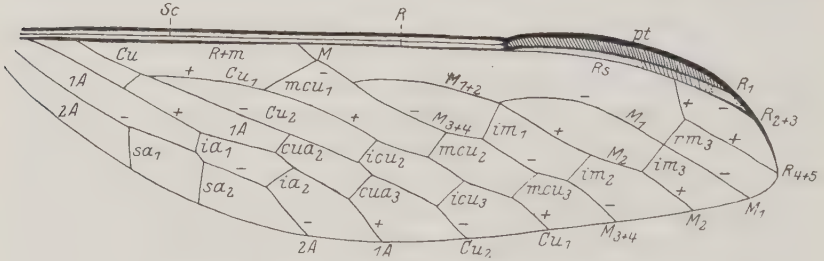

Abb. 21. Flügeladerung eines Vertreters der *Protohymenoptera* nach Tillyard.

keit ist die, daß Adern und Tracheen unabhängig voneinander gleichzeitig am Flügel auftreten. Wir müßten dann annehmen, daß wir anfänglich die Adern noch nicht als differenzierte Gebilde erkennen können. In diesem Falle wäre eine Übereinstimmung im Verlauf von Haupttracheen und Adern, wie sie tatsächlich vorhanden ist, unverständlich.

Würden sich dagegen Tracheen und Adern in gegenseitiger Abhängigkeit entwickeln, dann könnten die Flügeltracheen ohne weiteres für die Homologisierung der Adern herangezogen werden. Es wäre schließlich noch die Frage zu erörtern, inwieweit die Adern in ihrem Verlauf etwas Primäres darstellen könnten, dem dann der Tracheenverlauf untergeordnet wäre. Der Puppenflügel hat als ein in Bildung befindliches mit Körperflüssigkeit gefülltes Organ zweifellos eine gewisse Sauerstoffzufuhr von Anfang an nötig, während die Cutikulardifferenzierungen, die zur Bildung von Adern als mechanischen Elementen führen, erst später erfolgen kann.

Wie bereits mehrfach betont, ist eine weitgehende Übereinstimmung in den Gabelungsverhältnissen von Haupttracheen und Adern zu erkennen (vgl. Abb. 3 und 5). Wodurch diese Parallelität zustande kommt, bleibt indessen ungewiß. Dagegen sehen wir von den Haupttrachеenstämmen zahlreiche Tracheolen abgehen, die sich im Flügellumen zunächst ohne erkennbare Bahnen mehr oder weniger gleichmäßig verteilen. Erst in dem Stadium, in dem sich am Puppenflügel ein Adernetz bemerkbar macht, treten diese Tracheolen, soweit sie im Bereiche einer Querader liegen, dort ein und nehmen deren Richtung an. In diesem Stadium der Entwicklung können es mechanische Gründe sein, die die Tracheolen in ihre Bahnen lenken. Die Flügelmembranen dürften sich bereits stärker genähert haben und daher besonders an denjenigen Stellen wo durch die Differenzierung der Adern Kanäle im Innern geschaffen werden, die Richtung der Tracheolen bestimmen.

Die Angabe von Comstock und Needham, daß die Tracheen im Puppenflügel im Gegensatz zu der Aderung des Imaginalflügels einen mehr geradlinigen Verlauf zeigen, trifft für den jungen Flügel zu. Hierin kann ich aber keinen Grund gegen die Homologisierung von bestimmten Adern durch ihre Tracheen erblicken, da ja auch die frühzeitig angelegte Aderung noch keine scharfen Winkel erkennen läßt. Die anfangs an Stelle der Adern vorhandenen breiten Wülste lassen den Tracheen den genügenden Spielraum und gestatten ihnen daher den fast geraden Verlauf ohne Bildung von Winkeln.

Der zweite Einwurf von Comstock und Needham gegen die Heranziehung der ontogenetischen Untersuchungsmethode für die Homologisierung der Flügeladerung durch ihre Tracheen bezog sich darauf, daß eine Ader, die durch Vergleich der Imagines als homolog mit einer Ader eines anderen Hymenopteren erkannt wurde, bei verschiedenen Formen von verschiedenen Tracheen durchlaufen werden kann. Diese Tatsache trifft für die von mir als R_5 bezeichnete Ader nach Comstock und Needham bei Gegenüberstellung von *Tremex* und *Apis* zu. Die beiden amerikanischen Autoren nehmen nun an, daß bei *Apis* der Aderverlauf primär ist und die Tracheen also in ihre Bahnen von vornherein gezwungen

werden. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Bei den jüngsten Puppen von *Apis* ist das Tracheensystem bereits mit seinen Gabelungen vorhanden, während von den Adern noch nichts erkennbar ist. Wenn nun auch ein Ast der von mir als *Media* aufgefaßten Trachee in Beziehung zu einer Ader tritt, die bei tiefstehenden Hymenopteren zum Radialbezirk gehört, so sehe ich doch in den prinzipiellen Gabelungsverhältnissen der Haupttrachee und in ihrem weiteren Verlauf durch Adern, die vergleichend morphologisch als homolog erkannt werden, eine große Übereinstimmung. Comstock und Needham geben selbst zu, daß sie bei Lepidopteren ähnliche Umleitungen von Ästen der Media in die angrenzenden Tracheensysteme beobachtet haben. Es scheint hier bei den akuleaten Hymenopteren etwas Ähnliches vorzukommen. Mit der Reduktion der Radialäste kommt es hier zu einer stärkeren Entwicklung der Media, die nun für den betreffenden Flügelbezirk der Sauerstoffzufuhr übernimmt. Auch zu den Gründen, die Woodworth bewogen haben, gegen die Homologisierung der Adern durch ihre Tracheen Stellung zu nehmen, muß ich mich hier kurz äußern. Dagegen, daß die Adern den Tracheenverlauf bestimmen, kann geltend gemacht werden, daß der Stamm der Radialtrachee selbst im Imaginalflügel von *Tremex* sich außerhalb jeder Ader zwischen den Flügelmembranen entlang zieht. Außerdem ist das Lumen des Puppenflügels so weit, daß dort ein Grund für eine Zwangsläufigkeit nicht einzusehen ist. Der zweite Grund für die ablehnende Stellungnahme von Woodworth besagt, daß die Struktur des Flügels mit und ohne Tracheen dieselbe ist. Wir müssen annehmen, daß die Tracheenversorgung der Körperanhänge, die sich im Laufe der Stammentwicklung der Insekten zu Flügeln herausgebildet haben, dem Adernetz derselben, das eine mechanische Funktion zu erfüllen hat, vorangegangen ist. Anfänglich mögen die Flügeladern lediglich dem Schutze der Tracheen gedient haben. Später erst dürften die Veränderungen aufgetreten sein, die eine mechanische Bedingtheit erkennen lassen und zu einer mehr oder weniger weitgehenden Veränderung des Aderverlaufs führten, bis schließlich der Tracheenverlauf von einer untergeordneten Bedeutung im Imaginalflügel wurde. Hier kann dann die Reduktion der Tracheen einsetzen, nachdem sie aber doch im Laufe der Entwicklung die Richtung der Adern bedingt hatten, ein Entwicklungsvorgang, wie wir ihn sich heute noch in der Entwicklung des Flügels an der Puppe abspielen sehen. Der einfache Tracheenverlauf erscheint als ein organisatorisches, der Aderverlauf in seiner Beziehung zur Flugmechanik dagegen als ein regulatorisches Merkmal. Eine allgemeine Gültigkeit kann diesem Satze jedoch nicht zukommen. Für den Tracheenverlauf im Imaginalflügel tiefstehender Formen (Siriciden) mag er gelten. Bei solchen Hymenopteren dagegen, die im Gegensatz zu ihren nächsten Verwandten, z. B. manche Ophioninen — einen stark entwickelten,

komplizierten Tracheenverlauf im Imaginalflügel besitzen, kann nur angenommen werden, daß nachträglich ein Eindringen von Tracheen in die Flügeladern erfolgte. Die biologischen Vorbedingungen hierfür sind vorläufig noch nicht zu überblicken.

Ein weiterer Grund Woodworths gegen die Verwertbarkeit der Tracheen für die Homologisierung, namentlich, daß homologe Adern von verschiedenen Tracheen durchlaufen werden können, deckt sich mit einem der bereits oben behandelten Gründe von Comstock und Needham.

Ich habe also nach dem vorstehenden keine Bedenken, die Homologisierung der Flügeladerung der Hymenopteren auf Befunde am Tracheenverlauf zu stützen und die Bezeichnung der Adern, soweit nicht besondere Verhältnisse eine Bedingtheit des Tracheenverlaufes bei höheren Formen vermuten lassen, mit der ihrer Tracheen in Übereinstimmung zu bringen. Tiefstehende Formen werden die sichersten Aufschlüsse geben.

Die größte Schwierigkeit bereiten hier die Ichneumoniden. Leider war es mir gerade in diesem Falle nicht möglich, geeignetes Material von jungen Puppen untersuchen zu können. Wie oben ausgeführt, findet sich bei manchen Ichneumoniden ein vollständiges Tracheennetz im Imaginalflügel, das in seinem Verlauf wesentlich abweichende Verhältnisse darbietet. In Parallele mit einer Aderreduktion sehen wir hier die Haupttracheen gewissermaßen aus den normalen Bahnen abgelenkt. Man hat hier den Eindruck, daß der Verlauf der Adern auf den der Tracheen bestimmend wirkt, doch kann hier nur Untersuchung des Puppenflügels Klarheit schaffen. Ich hoffe, darauf gerichtete Untersuchungen später vornehmen zu können. Sollte meine Vermutung, daß der Tracheenverlauf im Ophioninenflügel eine sekundäre Bildung darstellt, zutreffen, so darf die Aderung ohne weiteres durch Vergleich mit den Adern anderer Hymenopteren homologisiert werden.

Die Anwendung der auf Grund des Tracheenverlaufes ermittelten Aderungsterminologie.

Da die Flügeladerung ganz allgemein bei Insekten eine große Bedeutung für die Beurteilung der Stammentwicklung besitzt, muß auf eine richtige Homologisierung der Adern innerhalb der ganzen Ordnung der größte Wert gelegt werden. In der richtigen Erkenntnis dieser Voraussetzung haben Comstock und Needham ihre Untersuchungen durchgeführt. Leider haben sich die beiden Autoren bei der Deutung der Adern des Hymenopterenflügels geirrt.

Sie waren zu der richtigen Anschauung gekommen, daß die Vertreter der Familien *Xyelidae*, *Siricidae* und *Tenthredinidae* eine primitive Flügeladerung haben. Diese soll sich der hypothetischen Form aber nur in bezug auf die *Zahl* der Flügeladern nähern, der Verlauf der Äste

dagegen sich so verändert haben, daß eine Homologisierung der Flügeladern der Hymenopteren ganz ungewöhnlich schwer durchzuführen sei. Ausgehend von der als besonders ursprünglich erkannten Flügeladerung von *Pamphilius* und *Macroxyela* bildeten sie durch Kombinationen von Adermerkmalen dieser beiden einen hypothetischen Typ der Hymenopteren Flügeladerung mit drei Analadern. Die beiden Autoren nehmen ferner an, daß sich bei diesem Urtypus der Hymenopterenflügeladerung die Mediaader mit dem Radius vereinigt und die auf den Radius folgende Ader bezeichnen sie daher als Cubitus. Da Comstock und Needham der Ansicht waren, daß das allgemeine Schema der Aderung des Insektenflügels überhaupt für jede Ader, eine bestimmte Anzahl von Verästelungen hat, geraten sie bei der Benennung der Querader des *Apex* des hypothetischen Hymenopterenflügels in große Schwierigkeiten. Um dieser Herr zu werden, verweisen sie auf eine morphologische Besonderheit der Aderung des Dipterenflügels im besonderen des von *Pantarbes*. Bei dieser Form wurde eine am Außenrand des Flügels nach dessen Basis zunehmende Tendenz der Adern sich zu vereinigen gefunden. Diese Tendenz soll nun bei den Hymenopteren nach Comstocks und Needhams Auffassung noch stärker entwickelt sein und großen Maßstab erreichen. Sie soll auch bereits bei den primitiven Hymenopterenfamilien eine komplizierte Anordnung der Adern zur Folge gehabt haben. In diesem Sinne haben Comstock und Needham die meisten Adern, die in Wirklichkeit Queradern sind, als Längsadern aufgefaßt.

Der Hauptirrtum, den Comstock und Needham begehen, beruht auf einer Verkennung der Media. Sie nehmen an, daß diese durch Reduktion mehr oder weniger verschwindet; andererseits sollen nach ihnen die Mediaäste die Hauptmasse der Adern bilden. Die kleine Trachee, die sie in der Flügelbasis finden und als reduzierte Media bei *Tremex* bezeichnen, stellt dort eine Abzweigung des folgenden Haupttracheenstammes dar (Abb. 13). Bei *Cimbex* (Abb. 31) fand ich an entsprechender Stelle eine Trachee, die aus dem vorhergehenden Hauptstamm hervorgeht. Die Lage dieser Trachee, die bei den beiden Hymenopteren wegen ihrer verschiedenen Entstehung nicht einmal ohne weiteres homologisiert werden kann, ist zwar eine ähnliche. Hierbei sehe ich den Ausdruck einer ähnlichen Funktion. In beiden Fällen ist die Radialtrachee unter Bildung eines Knies in ihrem Basalteil nach vorn verlagert. Der auf diese Weise entstehende vergrößerte Raum zwischen der Radialtrachee und dem folgenden Stamm bedarf also einer besonderen Versorgung mit Sauerstoff. Dies geschieht bei *Tremex* durch einen Tracheenzweig, der von der Basis her schräg nach vorn, bei *Cimbex* aber in umgekehrter Richtung verläuft. Faßt man diese Trachee als eine überzählige Bildung auf, so würde der hinter ihr liegende Haupttracheenstamm die Media darstellen, die aus dem hinteren Basalstamm hervorgeht. Verfolgt man die

Gabelungen dieser großen und mächtigsten Flügeltrachee, so ist die weitgehende Übereinstimmung, die sie mit den von Comstock und Needham für ihre Media geforderten Verzweigungsverhältnisse besitzt, ganz offensichtlich. Außerdem stimmt sie ihrer Lage und Entfaltung nach mit der Media anderer Insektenordnungen derartig überein, daß ich nicht die geringsten Bedenken habe, sie mit dieser Trachee bzw. Ader des Comstock-Needhamschen Schemas zu homologisieren. Da gerade diese Trachee durch ihre Adern besonders deutlich charakterisiert ist und die Adern die entsprechenden Gabelungen leicht erkennen lassen, können auch die einzelnen Abschnitte der Mediaader homologisiert werden. Für den schon erwähnten Fall einer starken Entwicklung von M_1 bei den akuleaten Hymenopteren wurde bereits oben eine physiologische Begründung gesucht und in der Reduktion der distalen Radialäste gefunden. Betrachtet man die Haupttrachee und Ader des Flügels als Media, dann bereiten auch die hinteren Adern in ihrer Homologisierung keine Schwierigkeiten. Wir finden zunächst den Cubitus, der die von Comstock und Needham geforderte Gabelung aufweist. Die Analadern werden mehr oder weniger stark reduziert. Sie fehlen allen höheren Hymenopteren mit einziger Ausnahme der Braconidengruppe der *Helconinen*, wo eine Andeutung vorhanden ist. Bei den Symphyten ist dagegen mit Ausnahme weniger spezialisierter Formen (z. B. Loboceriae, Pterygophorinae, Perginae) stets eine Analader vorhanden. Nach vorn von der als Media erkannten Ader stößt man in der Flügelbasis zunächst auf den Radius. Auf Grund seiner Tracheenverzweigung im Flügel von *Tremex* sehe ich mich genötigt anzunehmen, daß hier R_5 basalwärts von R_s entspringt. R_1 scheint bisher nicht richtig erkannt zu sein. Durch seine

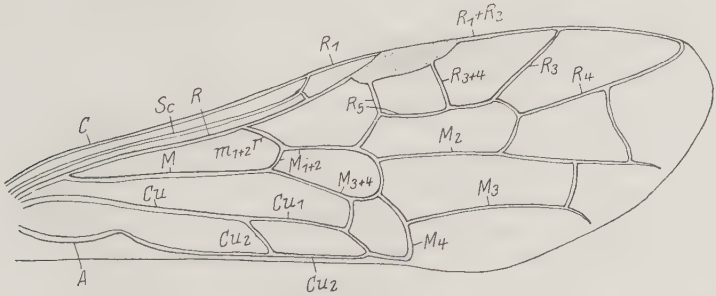

Abb. 22. Vorderflügeladerung einer Imago von *Megaxyela*.

Trachee wird dieser Zweig des Radius charakterisiert. Was die Subcosta anbetrifft, die wir vor dem Radius zu suchen haben, so kann ich diese nicht mit Sicherheit durch eine Trachee kennzeichnen. Dagegen sehen wir am Flügel der Xyliden (Abb. 22) und Lydiden (Abb. 23) zwischen Radius und Flügelvorderrand eine deutliche Ader, die sogenannte Intercostalader, die übereinstimmend auch von den früheren Autoren als

Subcosta bezeichnet wird, eine Auffassung, der ich mich anschließe. Die äußerste Ader des Vorderrandes muß bis zum Pterostigma als *Costa* angesprochen werden.

Da die Aderung des Hymenopterenflügels innerhalb der ganzen Ordnung nur verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen ist, wird es genügen, wenn ich den Aderverlauf für einige wenige Formen beschreibe. Es würde weit über den Rahmen meiner Arbeit hinausgehen, wenn ich die einzelnen Abweichungen, wie sie sich besonders durch Reduktion von Adern überall in den verschiedenen Familien finden, hier eingehend behandeln würde. An der Hand der ausgewählten Beispiele wird es nicht schwer fallen, die einzelnen Adern für die verschiedensten Fälle zu homologisieren.

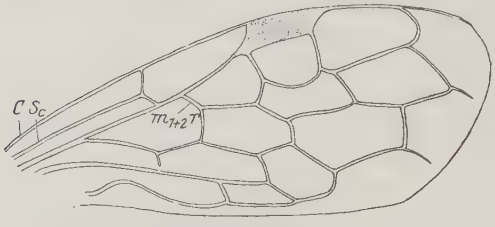

Abb. 23. Vorderflügeladerung einer Imago von *Cephaleia abietis* L.

Für die richtige Orientierung spielt die Media als Haupttrachee der Flügelfläche die wichtigste Rolle. Erfaßt man ihre Gabelungsverhältnisse richtig, so ist es leicht, von hier aus die übrigen Adern zu deuten. Besonders die erste Gabelung in $M_{1\ 2}$ und $M_{3\ 4}$ kann als Ausgangspunkt gewählt werden.

1. Tremex fuscicornis F.

Der Vorderrand des Vorderflügels wird in seinem proximalen Teil von der *Costa* eingenommen, die infolge ihrer starken Beanspruchung stark entwickelt ist. Sie ist ungegabelt und endet in der Gegend des Pterostigma (Abb. 24).

Die *Radialader* oder der *Radius*, der auch in der Nähe des Flügelvorderrandes verläuft, ist gleichfalls stark entwickelt. Er läuft parallel mit der Costa und gabelt sich am Pterostigma in die beiden Äste R_1 und R_s, die das Pterostigma begrenzen. R_1 setzt die Richtung der Costalader fort; auf diese Weise wird die distale Hälfte des Flügelvorderrandes fast bis zu dessen Spitze von R_1 bzw. der mit R_2 vereinigten R_1 eingenommen. Kurz vor der Spitze liegen die vereinigten Adern nach hinten um. R_s hat die Richtung des Hauptradius, sie gabelt sich gleichfalls unweit vom Pterostigma, dabei von R_2 und $R_{3\ 4}$ abgehend. R_2 hat die Richtung von R_s bis zu ihrer Vereinigung mit R_1. $R_{3\ 4}$ erscheint nach ihrem Abgang von R_2 als Querader, läuft aber dann als Längsader in der Richtung nach der Flügelspitze, um sich schließlich mit $R_{1\ 2}$ zu vereinigen. Die eben beschriebenen Adern begrenzen die erste Radialzelle. Vor der ersten Gabelung des Radius geht von ihm

ein als R_5 zu bezeichnender Ast ab. Diese Ader erscheint in ihrem Anfangsteil als Querader, sodann als Längsader, die sich mit R_{3+4} vereinigt und auf diese Weise die hintere Grenze der ersten Radialzelle bilden hilft. Mit R_s und R_{3+4} umgrenzt R_5 die zweite Radialzelle.

Medialader: Sie ist an ihrer Basis mit dem Radius vereinigt. Alsbald trennt sie sich aber von dieser Ader und verläuft flügelspitzenwärts bis zur Mitte des Flügels, wo sie sich in M_{1+2} und M_{3+4} teilt. M_{1+2} läuft nach vorn und biegt dann nach der Flügelspitze um, gibt aber vorher noch zwei Queradern ab $m_{1+2}r$ und $m_{1+2}r_5$. Da man in der Tracheole, die in $m_{1+2}r_5$ eintritt, eine schwach entwickelte M_1 vermuten kann, so muß der hinter der Abgabe dieser Ader liegende Abschnitt von M_{1+2} als M_2 bezeichnet werden. M_2 gibt auf ihrem Wege nach der Flügelspitze nach vorn Queradern ab, die an die vereinigten R_{3+4} und R_5 herantreten, von denen bei *Tremex* jedoch die erste reduziert ist.

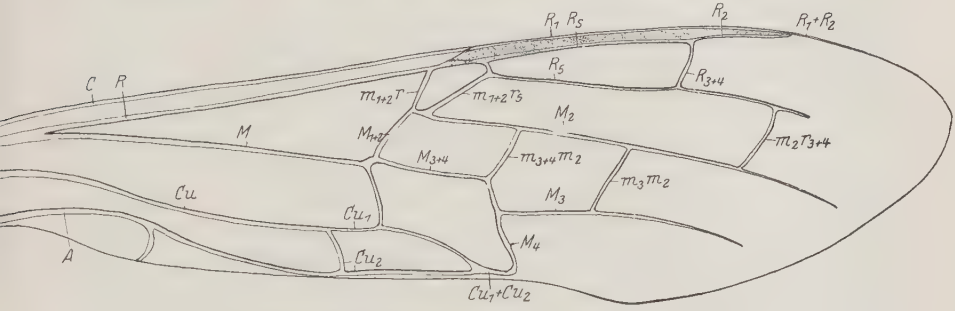

Abb. 24. Vorderflügeladerung einer Imago von *Tremex fuscicornis*.

Die Ader M_{3+4} setzt die Richtung der Hauptmedialader fort, läuft parallel M_2 gegen, welche sie die Querader $m_{3+4}m_2$ abgibt. An dieser Stelle macht sie eine Biegung nach hinten und erscheint nun auf eine kurze Strecke als Querader, die sich nicht weit vom Hinterrand in M_3 und M_4 gabelt. M_3 ist eine Längsader, die ihren Verlauf nach dem hinteren Flügelspitzenrand zu nimmt. In ihrer distalen Hälfte gibt sie eine Querader m_3m_2 ab. M_4 erscheint als Querader, die sich in der Gegend des Flügelhinterrandes mit der vereinigten Cu_1 und Cu_2 verbindet. *Cubitalader*: Diese Ader ist zweiästig. Sie gabelt sich nicht weit von der Stelle, wo sich die Medialader gabelt und zwar in die beiden Äste Cu_1 und Cu_2. Cu_1 hat die Richtung des Cubitus, verläuft nach dem Flügelhinterrand, wo sie sich mit Cu_2 wiedertrifft. Wie bereits erwähnt, tritt diese Adervereinigung dann an M_4 heran. Cu_2 erscheint als Querader, die dem Hinterrand zustrebt, dann als Längsader spitzenwärts vor diesem entlang läuft.

Analader: Diese Ader macht eine Biegung mit der Konvexität nach dem Cubitus, läuft dann in spitzem Winkel dem Flügelhinterrand zu

und erreicht Cu_2. Gegen den Hinterrand hin ist sie in einen Sporn, der basalwärts gerichtet ist, ausgezogen.

Hinterflügel: Die Verhältnisse am Hinterflügel weichen von denen des Vorderflügels nicht unerheblich ab und sollen daher gesondert betrachtet werden (Abb. 25).

Der Vorderrand des Hinterflügels wird in seinem Proximalteil von der *Costa* eingenommen. Ihr läuft die Radialader parallel, um von der Stelle des Aufhörens der Costa den Ast R_5 abzugeben, der unweit der Flügelspitze endet. Nach Abgang von R_5 verläuft der Radius als R_1 entlang dem Flügelvorderrand in seinem distalen Teil. Diese Ader strebt der Flügelspitze zu, erreicht aber R_5 nicht. Infolgedessen wird hier keine Radialzelle umgrenzt. Die *Medialader* gibt in der Flügelmitte die beiden

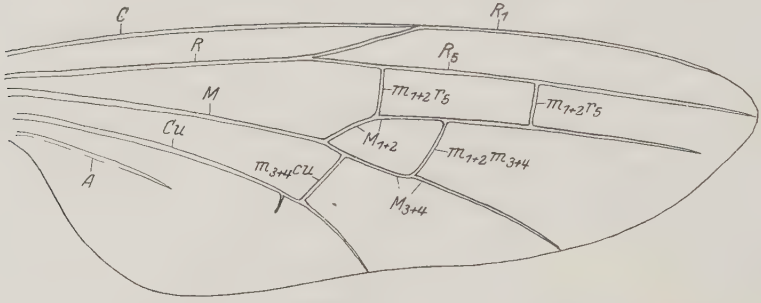

Abb. 25. Hinterflügeladerung einer Imago von *Tremex*.

Äste M_{1+2} und M_{3+4} ab. Der Ast M_{1+2} geht nach vorn, entläßt eine Querader nach R_5 (vielleicht M_1) und biegt sich an dieser Stelle nach der Flügelspitze um. Die erste Querader $m_{1+2}r$, die im Vorderflügel vorhanden ist, fehlt hier. Zwischen M_{1+2} und R_5 befindet sich außerdem noch eine weitere Querader $m_{1+2}r_5$. Der Ast M_{3+4} geht nach der Flügelspitze. Zwischen M_{3+4} und M_{1+2} ist eine Querader $m_{1+2}m_{3+4}$.

Die *Cubitalader* verläuft einfach. Bei der Mehrzahl der symphyten Hymenopteren ist auch Cu_2 vorhanden und zwar von der Basis abgetrennt, im Spitzenteil sich aber mit Cu_1 meist vereinigend.

Die *Analader* ist ungegabelt. Ein kleiner Fortsatz, der sich bei vielen anderen Symphyten dort findet, ist bei *Tremex* nicht zu erkennen.

2. Cephaleia abietis L.

Vergleicht man die Vorderflügeladerung von *Cephaleia abietis* (Lydidae) mit der von *Tremex*, so ergeben sich eine große Reihe von Übereinstimmungen, so daß ich mich auf die Angabe der prinzipiellen Unterscheidungsmerkmale beschränken kann (Abb. 23).

Vor allem sieht man hinter dem Vorderrand im Basalteil des Flügels eine Ader, die zwischen Costa und Radius verläuft, an ihrem Ende sich gabelt und je einen kleinen Ast gegen Costa und R entsendet. Ihrer

Lage nach ist diese Ader als *Subcosta* zu bezeichnen. Die der Querader $m_{1-2}r$ im Siricidenflügel entsprechende Ader ist hier mehr oder weniger verkürzt und längs des Radius gegen die Flügelbasis hin verschoben, wodurch ihre Lage entsprechend verändert wird.

Der Hinterflügel ist durch das Vorhandensein einer Subcosta sowie einer zweiten Kubitalader ausgezeichnet.

Wenn wir auch im Siricidenflügel (*Tremex*) keine Subkostalader finden, so sehen wir doch, daß an ihrer Stelle die Radialtrachee entlang läuft und dort, wo die Subkostalader sich mit der Radialader verbinden würde, eine entsprechende Krümmung ausführt (Abb. 13). Dies ist einer der wenigen Fälle, in denen eine Trachee außerhalb von Adern im Flügel sich erstreckt. Die dort liegende Subkostalader findet sich außer bei den Lydiden auch bei den Xyeliden (Abb. 22). Von der Endgabelung der Subcosta ist gelegentlich der zum Vorderrand gehende Ast unterdrückt (*Neurotoma*). Ist dagegen die Subcosta dem Radius stark genähert, oder mit ihm verwachsen, so erscheint der zum Vorderrand gehende Ast als Querader zwischen Costa und Radius. Bemerkenswert ist in bezug auf das Radialadersystem, daß in der Familie *Xyelidae* die Adern R_3 und R_4 getrennt sind, in diesem Flügel also eine Radialzelle mehr auftritt. In diesem Zusammenhange mag auch darauf hingewiesen sein, daß ich im Imaginalflügel von *Paururus* in der Ader R_{3+4} deutlich zwei getrennte Tracheenstämme nebeneinander nachweisen konnte. Im Gegensatz dazu beobachtet man bei zahlreichen anderen *Symphyten* und allen *Apocriten*, die Reduktion von R_{3-4}, wodurch dann nur eine einzige Radialzelle vorhanden zu sein scheint.

Abgesehen von leicht verständlichen Reduktionserscheinungen findet man im Symphytenflügel noch einige Eigentümlichkeiten, die kurz hier erwähnt werden müssen. Oben wurde bereits auf die Verkürzung und Lageveränderung von $m_{1-2}r$ hingewiesen. Dieser Vorgang kann sich weiter dahin ausdehnen, daß die Ader vollständig verschwindet und M_{1-2} sich der Radialader (R) so stark nähert, bis sie eine kurze Strecke mit ihr gemeinsam verläuft (z. B. Abb. 8, *Trichiosoma*). Bei den meisten Lydiden kommt zwischen M und Cu eine zweite Querader vor. Die *Analader* ist eine Eigentümlichkeit der Symphyten und fehlt mit Ausnahme der Braconidengruppe der Helconinen, wo sie in kleinen Resten enthalten ist, sämtlichen höheren Hymenopteren. Innerhalb der Symphyten sind an dieser Ader die verschiedenartigsten Reduktionserscheinungen bemerkbar, die sogar zum vollständigen Verlust der Analader führen können.

3. Orussus abietinus Scop.

Bei *Orussus* (Abb. 15) ist die Analader in ihrem Basalteil, wie bei zahlreichen Symphyten nicht mehr frei. Die sogenannte „lanzettförmige Zelle" des Symphytenflügels ist daher gestielt. Eine nach persönlicher

Mitteilung von Herrn Dr. Bischoff charakteristische Eigentümlichkeit des Symphytenflügels, die nur den Cephinen fehlt besteht in einem mit Zähnchen als Kutikularbildungen dicht besetzten Feld auf der Unterseite des Vorderflügels. Um dieses Feld herum biegt die Analader nach vorn aus und wird dadurch der Cubitalader genähert, so daß sie teilweise mit dieser verschmelzen kann („zusammengezogene Lanzettzelle"). Wird dann auch die Basis der Analader mit der Cubitalader verschmolzen, so entsteht die bei Tenthrediniden häufige „gestielte Lanzettzelle", wie sie in der gleichen Ausbildung auch *Orussus* besitzt. Das charakteristische Zähnchenfeld findet sich in der typischen Ausgestaltung auch bei *Orussus*. Andererseits treten am Flügel dieser Gattung Aderreduktionen durch Obliteration auf. Die Tracheen werden dann nicht mehr durch die Adern in bestimmten Bahnen gehalten, sondern können frei zwischen die Flügelmembranen eintreten.

4. Apis mellifica L.

Vorderflügel: Der Proximalteil des Flügelvorderrandes wird bis zum Pterostigma von einer der Costa entsprechenden Ader eingenommen, für die jedoch eine Trachee im Puppenflügel nicht nachweisbar ist (Abb. 26). Die Radialader läuft unmittelbar neben der Costa entlang und vertritt diese hinter dem Pterostigma am Flügelvorderrande als R_1. Eine terminologische Schwierigkeit ergibt sich bei der Bezeichnung der die Radialzelle nach hinten umgrenzenden Ader. Wie wir bei den Symphyten gesehen haben, muß diese Ader dort als R_5 angesprochen werden. Da sie

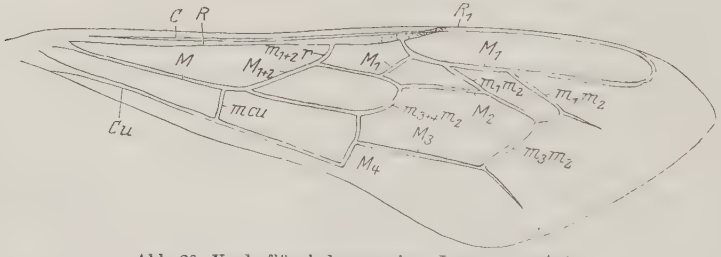

Abb. 26. Vorderflügeladerung einer Imago von *Apis*.

von einem entsprechenden Tracheenast durchzogen wird. Im Puppenflügel von *Apis* tritt aber an ihre Stelle ein starker Tracheenstamm, der nach den Gabelungsverhältnissen nur M_1 sein kann. Wenn ich trotzdem für die entsprechende Ader die Bezeichnung R_5, wie sie für die *Tentredinoidea* festgelegt wurde, beibehalte, so bestimmt mich hierzu besonders die gelegentliche Reduktion der bei den Symphyten als Querader $m_{1\ 2}r_5$ bezeichneten Ader. Auf diesem Wege würde sich bei *Apis* und anderen Aculeaten die Trachee M_1 zur Radialzelle hinbegeben. Wenn also diese Ader reduziert werden kann, so ergibt sich daraus, daß sie nicht ohne

weiteres von übergeordneter Bedeutung ist. Mit ihrem Schwinden ist es der Trachee M_1 unmöglich, sich dem Radialbezirk zu nähern. Denkbar wäre es allerdings, daß bei einer Annäherung der Umbiegungsstelle des vorderen Medialastes (M_{1+2}) an den Radius und einer basalwärts gerichteten Verschiebung von $m_{1+2}r_5$ die entsprechende Trachee (M_1) eine kurze Strecke mit der Radialtrachee gemeinsam laufen und von dort aus in Ader R_5 eintreten könnte. Der gleiche Effekt könnte unter Umständen auch dadurch erzielt werden, daß Trachee M_{1+2} nach Fortfall der zwischen R und M gelegenen Querader sich R_5 so weit nähert, daß eine teilweise Verschmelzung beider Adern eintritt. Auch dann würde Trachee M_1 in Ader R_5 verlaufen. Einen ontogenetischen Beweis kann ich aber für keinen der beiden Fälle liefern. Der Verlauf der Media zeigt im übrigen eine so weitgehende Übereinstimmung mit den für *Tremex* bereits geschilderten Verhältnisse, daß ich auf Einzelheiten hier nicht einzugehen brauche. Abweichungen finden wir dagegen im Cubital- und Analbezirk. Die Cubitalader ist ungegabelt und eine Analader fehlt vollständig.

Diese für *Apis* dargelegten Verhältnisse lassen sich ohne Schwierigkeiten auf die übrigen aculeaten Hymenopteren und auch auf die apocriten Hymenopteren übertragen. Eine größere Anzahl von Längs- und Queradern wird nicht beobachtet, wohl aber Fortfall. Diese Reduktion beschränkt sich gewöhnlich auf Queradern. Ob die Verringerung der Zahl der Queradern durch Zusammenrücken bis zur vollständigen gegenseitigen Deckung derselben erfolgt, oder ob hierfür ein allmähliches Schwächerwerden der Aderwände bis zum vollständigen Schwinden derselben verantwortlich ist, kann nur von Fall zu Fall entschieden werden. Beide Möglichkeiten kommen vor. Es würde zu weit führen, hier darauf näher einzugehen. In vielen Fällen wird nur der Spezialist der betreffenden Familien mit Sicherheit den Weg der Reduktion erkennen können. Der seltenere Fortfall eines Teiles einer Längsader, so daß diese unterbrochen ist, ist eine charakteristische Eigentümlichkeit der Ichneumoniden. Hier entsteht die als „Discocubitalzelle" bezeichnete Hauptzelle des Ichneumonidenflügels dadurch, daß die Ader M_{1+2} auf eine große Strecke verschwindet. Vielfach aber ist sie noch durch einen kleinen Sproß, der hinter der Unterbrechung basalwärts zeigt, angedeutet. Die sogenannte „Discocubitalader" in der Terminologie der Ichneumonidenliteratur ist also ein Verschmelzungsprodukt aus der Querader $m_{1+2}m_{3+4}$ und dem Distalteil von M_{1+2}.

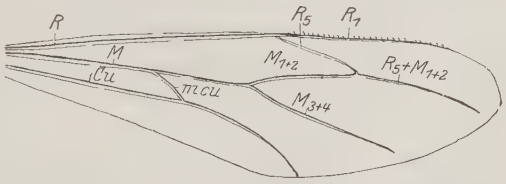

Abb. 27. Hinterflügeladerung einer Imago von *Apis*.

Hinterflügel: Die Aderung des Hinterflügels ist gegenüber der des Vorderflügels reduziert (Abb. 27). Der Radius nähert sich stark dem

Vorderrand, so daß die dort befindliche Ader fast einheitlich erscheint und man ihre Zusammensetzung aus Costa und Radius nicht deutlich erkennen kann. R_5 ist nur in seinem Proximalteil selbständig; in seinem weiteren Verlauf aber mit M_{1+2} verschmolzen. Dagegen ist bei vielen anderen aculeaten Hymenopteren im ganzen selbständig und nur durch eine Querader mit M_{1+2} verbunden. Die Medialader ist deutlich und gabelt sich nur in M_{1-2} und M_{3+4}. Die *Cubitalader* ist einfach, die Analader reduziert.

Das Hymenopterenflügeltracheensystem und Comstock und Needhams Tracheenschema.

Ganz ähnlich, wie das für die Flügeladerung erwiesen wurde, wird für das Tracheensystem angenommen, daß es bei den ältesten Insekten eine starke Verästelung besaß, um sich erst später zu der einfacheren Form zu entwickeln, die es bei den meisten in der Gegenwart lebenden Insekten hat.

Comstock und Needham haben es unternommen, einen hypothetischen Typus des Tracheensystems für alle heute lebenden Insekten zu entwerfen. Dieses Schema ist auch von Tillyard auf Grund von Untersuchungen an Orthopteren, Neuropteren und anderen Insektenordnungen angenommen werden. Nach dieser Anschauung Comstocks und Needhams sind alle Tracheen von zwei Basalästen abzuleiten: *Costoradial-* und *Cubitoanalast*. Die Medialader wäre danach nur ein Teil der ersten Gruppe (Abb. 28). Augenblicklich findet sich bei vielen Insekten Comstock und Needham: Orthopteren und Hemipteren; Tillyard: Lepidoptera, Planipennia, Megaloptera, eine Transversaltrachee, die die

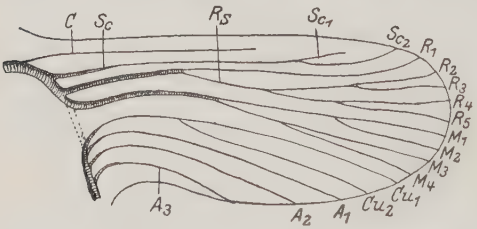

Abb. 28. Tracheensystem des Comstock-Needhamschen hypothetischen Typus.

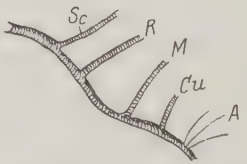

Abb. 29. Tracheensystem im *Basalteil des Panorpoidkomplexes* — nach Tillyard.

beiden Äste verbindet und mit ihnen zu einem gemeinsamen Stamm verschmilzt, wie solche Tillyard (1919, S. 543) abbildet (Abb. 29). Mit der Entstehung dieser Transversaltrachee wandert die Medialtrachee, wie sie feststellen, bei den von Tillyard genannten Insektengruppen nach dem zweiten Basalast. Von der ersten Basaltrachee lassen Comstock und Needham Costa, Subcosta, Radius und Mediatrachee entspringen. Von der zweiten — Cubital- und Analtrachee. Jeder dieser

Tracheen geben sie eine bestimmte Zahl Äste: So ist Subkostaltrachee zweiästig, Radial fünfästig, Medial vierästig, Cubital zweiästig.

Im Hymenopterenflügel waren bisher Untersuchungen über die Basalverbindung der Tracheenäste des Puppenflügels noch nicht angestellt worden. Ich habe daher bei dem mir vorliegenden Material, soweit möglich, eine solche Untersuchung vorgenommen. Bei den Siriciden erwies sich das Tracheensystem von allen Hymenopteren als das komplizierteste, wobei ich allerdings bemerken muß, daß ich Lydiden nach dieser Rich-

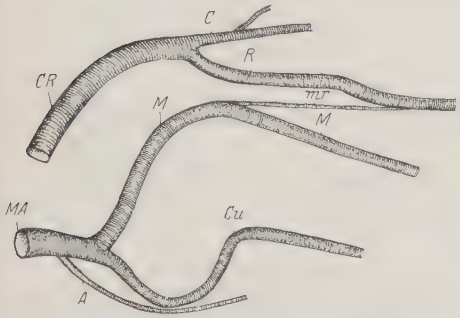

Abb. 30. Tracheensystem im Basalteil des Vorderflügels einer Imago von *Tremex*.

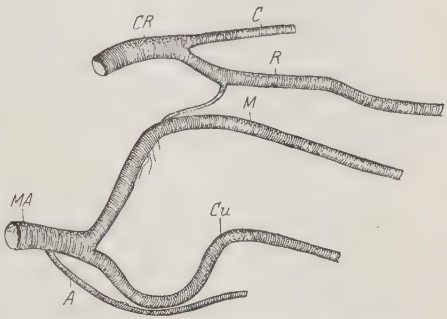

Abb. 31. Tracheensystem im Basalteil des Vorderflügels einer Imago von *Cimbex*.

tung nicht untersuchen konnte. Auch hier kommen alle Tracheen des Flügels im Sinne Comstocks und Needhams von zwei Basalästen abgeleitet werden: *Costoradial-* und *Medioanaltrachee* (Abb. 30). Diese beiden Basaläste sind aber hier völlig selbständig. Eine solche Transversaltrachee fehlt. Bei *Cimbex* (Abb. 31) erstreckt sich ein von der Radialtrachee kommender Ast nach der Medialtrachee, in deren Nähe ihre letzten Verzweigungen enden. Eine Verbindung mit der Medialtrachee aber tritt nicht ein; wir können diese Trachee daher nicht als Transversaltrachee bezeichnen.

Gegenüber dem Comstock und Needhamschen Schema zeigt sich bei *Tremex* (Abb. 13 und 30) eine Verminderung der Zahl der Längshauptäste und deren Verästelungen. Von der ersten Basaltrachee gehen *Costaltrachee* und Radialtrachee ab, von der zweiten Basaltrachee — Medial-, Cubital- und Analtrachee. Die *Costaltrachee* ist einästig, die *Radialtrachee* fünfästig, aber ihre Äste R_3 und R_4 verschmelzen. R_5 geht von R_s ab. Die *Medialtrachee* ist ein Teil des zweiten Basalastes, den wir daher *Medioanal*, nicht wie Comstock und Needham Cubitoanalast nennen. Auch ist sie an ihrer Basis zweiästig. Ähnlich wie bei *Cimbex* an der Wurzel der Radialtrachee ein kleiner Ast sich nach hinten abzweigt, sehen wir auch bei *Tremex* in dieser Gegend eine schwächere Trachee verlaufen. Diese nimmt jedoch von der Medialtrachee ihren Ursprung. Sie kann ebensowenig wie die entsprechende Trachee bei

Cimbex als eine beide Hauptstämme verbindende Transversaltrachee angesprochen werden, da sie schräg nach vorn verlaufend frei im Gebiet der Radialtrachee endet.

Comstock und Needham, die die Verwendbarkeit des Tracheensystems für die Aderhomologisierung in Abrede stellten, haben diesen von ihnen bei *Tremex* beobachteten Ast als reduzierte Medialtrachee angesehen, die mit der Radialtrachee verschmolzen ist. Es ist dies vielleicht der größte Irrtum, den die um die vergleichenden Insektenmorphologie so verdienten Forscher nach dieser Richtung hin begingen und möglicherweise die Ursache dafür, daß ihnen eine Homologisierung der Hymenopterenaderung nicht gelang.

Die Cubitaltrachee ist zweiästig. Bei den gegenüber *Tremex* spezialisierten Siriciden ist die Reduktion der Haupttracheen und ihrer Äste weit vorgeschritten.

Von den untersuchten Hymenopterenfamilien besitzen das einfachste Flügeltracheensystem die *Apiden* im Puppenzustand. In die Basis des Flügels tritt hier nur eine Trachee ein, die zwei Äste abgibt: *Radialtracheenast* und Mediocubitaltracheenast (Abb. 32 und 5). Es wird hier also die Costoradialtrachee durch die Radialtrachee allein gebildet, die ungegabelt ist. Die Medialtrachee aber ist vierästig. An Stelle von R_5 findet sich M_1.

Abb. 32. Tracheensystem im Basalteil des Vorderflügels einer Imago von *Apis*.

Es erscheint bemerkenswert, daß das Verschwinden eines Tracheenastes der Radialtrachee (R_5) bei *Apis* mit dem Auftreten eines neuen, von der Medialtrachee ausgehenden Astes (M_1) beantwortet wird. Ganz entsprechend beobachten wir übrigens bei *Apis*, daß der Schwund der Äste der Radialtrachee eine verstärkte Entwicklung von Tracheolen von M_1 nach dem von der Radialtracheenversorgung entblößten Gebiet zur Folge hat. Endlich sehen wir bei *Apis*, daß der Verlust eines Astes der Cubitaltrachee von einer Entsendung von Tracheolen von M_4 begleitet wird. Es liegt nahe, hierin die Äußerung einer besonderen Sauerstoffbedürftigkeit des Medialtracheenteils des Flügels zu sehen, eine Vermutung, die übrigens auch für die Ephemeriden ausgesprochen worden ist (Morgan: Homologies in the wing-veins of May-Flies. 1912).

Alles in allem ergibt sich, daß das Tracheensystem des Hymenopterenflügels sich ohne ihm Gewalt anzutun, im Schema Comstock und Needhams ableiten läßt, daß es sich aber als beträchtlich abgeändert und reduziert erweist.

Neben Aufschlüssen spezieller Art, wie wir sie in den Ausführungen über die Aderung der einzelnen Hymenopterengruppen des öfteren kennen lernten, wird uns somit das auch vom Standpunkt der Adermorphologie als begründet erkannte Studium der Tracheenverhältnisse des Hymenopterenflügels nach dreierlei Richtung wertvoll. Einmal bietet

sich uns hier die Handhabe, unter Umständen die komplexe Natur einer Ader zu erkennen, wenn keinerlei weitere Hinweise vorhanden sind. Es erwächst uns ferner die Möglichkeit, uns über die stammgeschichtliche Verknüpfung der Familien mit geschwundener Flügeladerung eine Vorstellung zu bilden. Schließlich ergab sich uns auf diesem Wege ein neuer Beweis für die Tatsache, daß zwischen den Längs- und Queradern des Hymenopterenflügels kein prinzipieller Gegensatz besteht. Häufig genug tritt eine Längsader als Querader auf.

Überblicken wir die Erfahrungen, die sich uns beim gleichzeitigen Studium des Tracheensystems und der Flügeladerung ergaben, so können wir feststellen, daß entgegen der Anschauung von Comstock und Needham, Mac Gillivray und anderen das Tracheensystem sehr wohl für eine Homologisierung der Flügeladerung der Hymenopteren herangezogen werden kann, ja vielleicht sogar die einzige Unterlage für die richtige Homologisierung der Flügeladern darstellt.

Der Vorgang der Aderreduktion.

Wie wir bereits erwähnten, kann es als erwiesen gelten, daß alle heute lebenden Insekten abstammen von solchen mit komplizierter Flügeladerung, aus der die ihre durch eine Reduktion hervorging, die als eine der Äußerung des Spezialisierungsvorganges gilt. Die Erscheinungen des Reduktionsvorganges können wir auf Grund rezenter Formen ableiten.

1. Fortschreitende Annäherung zweier Adern, die zunächst zur Verlötung, dann zur völligen oder teilweisen Verschmelzung der Adern führen kann.

2. Völliger oder teilweiser Schwund einer Ader.

Auf diesen beiden Formen der Reduktion beruht das Zustandekommen der Besonderheiten der gegenwärtigen Hymenopterenflügeladerung. Man kann nun feststellen, daß die Verkleinerung der Aderzahl mit einer Verdickung der übriggebliebenen Adern verbunden ist. Für Reduktionen, die auf einer Verschmelzung zweier Adern beruhen, ist es ja auch nur natürlich, daß sehr häufig eine Aderverdickung stattfindet. Als Veranschaulichung des Gesagten mögen Vertreter der Tenthredinidenfamilie (*G. Dolerus*, Abb. 33) dienen. Mit der Annäherung von M_2 an R und der Verlötung und Verschmelzung dieser Adern auf eine kleine Strecke verschwindet die Querader $m_{1+2}r$. Gleichzeitig beobachten wir eine starke Verdickung von *Subcosta* und Radius. Bei der *G. Trichiosoma* (Abb. 12) sind die beiden Adern fast völlig verschmolzen und als Ergebnis finden wir einen besonders dicken Aderstamm. Umgekehrt: Sind die Adern zahlreich, so ist ihre Dicke gering, wie dies die Xyelidae zeigen. Es verläuft also der Spezialisierungsvorgang, abgesehen von der Reduktion mit einer teilweisen Verdickung der Adern. Reduktion und Ader-

verdickung betreffen hauptsächlich die Radialader, diese hat daher, wie wir wiederholt gesehen haben, besonders phylogenetische Bedeutung.

Was die Gründe für die in der phylogenetischen Entwicklung erfolgten Reduktion der Hymenopterenflügeladerung, deren Spuren uns besonders auffallend in den Aderzapfen des *Tremex*-Vorderflügels und des *Xyela*-Hinterflügels, rudimentären Organen im eigentlichsten anbetrifft, so lag es nicht im Plan der vorliegenden Arbeit, ihnen näher nachzugehen.

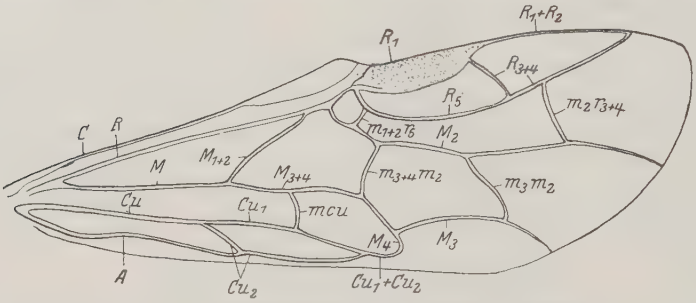

Abb. 33. Vorderflügeladerung einer Imago von *Dolerus*.

Offenbar wird man für sie dieselben Gesichtspunkte geltend machen können, die für die Aderreduktion der Flügel anderer Insektenordnungen bereits ins Feld geführt worden sind. Dabei wird man sich aber darüber klar sein müssen, daß bei der Unmöglichkeit einer experimentellen Prüfung dieser im wesentlichen ja in der Vergangenheit erfolgten Entwicklung die gewonnenen Anschauungen über den Wert einer Hypothese kaum hinaus können.

Zusammenfassung.

1. Es wurde die Ontogenese des Tracheensystems des Puppenflügels an der Entwicklungsreihe von *Apis mellifica*, sowie einzelner Stadien einiger anderer Hymenopteren untersucht und das Tracheensystem des Imaginalflügels an Vertretern der *Siricidae*, *Orussidae*, *Ichneumonidae*, *Braconidae* verfolgt.

2. Entgegen der Anschauung Comstock und Needhams und anderer Autoren zeigte sich, daß auch bei den Hymenopteren des Tracheensystem sehr wohl für eine Homologisierung der Flügeladerung herangezogen werden kann.

3. Der für das Verständnis der Veränderungen in der Hymenopterenflügeladerung wichtigste Teil des Flügels bildet die Radial- und Medialarea.

4. Es ergab sich, daß eine und dieselbe Ader des Hymenopterenflügels von Tracheen verschiedener Herkunft versorgt werden kann, eine Tatsache, die bei der Flügeladerhomologisierung wohl beachtet werden muß.

5. Die Untersuchung der Tracheenverhältnisse lieferte einen neuen Beweis dafür, daß zwischen Längs- und Queradern des Hymenopterenflügels kein prinzipieller Gegensatz besteht.

6. Für die jetzt lebenden Hymenopteren ergaben sich zwei Formen der Reduktion der Flügeladerung:

A. Fortschreitende Annäherung zweier Adern, die zunächst zur Verlötung, dann zur völligen oder teilweisen Verschmelzung der beiden Adern führen kann.

B. Völliger oder teilweiser Schwund einer Ader. Mit der Reduktion ist häufig auf der anderen Seite Aderverdickung verbunden.

7. Reduktion und Aderverdickung betreffen hauptsächlich die Radialarea des Hymenopterenflügels.

8. Die erstmalig vorgenommene Untersuchung der Basalverbindung der Tracheenäste des Hymenopterenflügels ergab, daß sich auch das Tracheensystem der Hymenopteren vom Tracheenschema Comstock und Needhams ableiten läßt, daß es aber beträchtliche Abänderungen und Reduktionen erfahren hat. Es ergab sich, daß die Medialader bei den primitiven Hymenopteren ein Ast der zweiten Basaltrachee ist und infolgedessen die beiden basalen Tracheenäste als Costoradial- und Mediocubitaltrachee aufzufassen sind. Bei Aculeaten ist nur noch ein Basaltracheenast vorhanden. Die Costaltrachee ist bei allen Hymenopteren verschwunden.

9. Die Befunde in der Flügelontogenese von *Apis* widerlegen die Ansicht Comstock und Needhams, Woodworth und anderer, daß bei der Entwicklung der Flügel der Hymenopteren die Adern das Primäre seien und den Tracheen als Leitungsbahnen dienen.

10. Der Umstand, daß die im unteren Perm von Kansas gefundenen Insektenflügelabdrücke in ihrer Radialarea nur einen zweiästigen Radius aufweisen, spricht gegen ihre bisherige Deutung als Reste von Hymenopterenvorläufern „Protohymenoptera".

Ich erfülle zum Schluß gern die angenehme Pflicht, Herrn Professor Zimmer, dem Direktor des Berliner Zoologischen Museums, für die Ermöglichung meiner Arbeit meinen ergebenen Dank auszusprechen. Zu ganz besonderem Dank bin ich Herrn Dr. Bischoff, der mich beständig mit Material und wertvollen Ratschlägen unterstützte, verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Dr. Arndt für sein Interesse, mit welchem er mir bei meiner Untersuchung behilflich gewesen ist.

Nachtrag.

Nachdem ich meine Arbeit zum Druck gegeben hatte, stieß ich auf die Arbeit von Otto Kühne, der Tracheenverlauf im Flügel der Coleopterennymphe. Zeitschr. f. wiss. Zool. **112**, 692—718, 1914, die mir bei

meinen Literaturstudien leider entgangen war. Ich freue mich, feststellen zu können, daß KÜHNES Ergebnisse an Coleopteren sich prinzipiell mit den meinen decken. Der Autor hält die Resultate von COMSTOCK und NEEDHAM für den Cerambycidenvorderflügel für irrig; das gleiche habe ich für den Hymenopterenflügel gezeigt. Ich hob hervor, daß der Radius der oberen, die Media der unteren Gruppe angehört und schlug infolgedessen für die beiden Haupttracheenstämme, die sich im Vorderflügel verästeln, die Benennung Costoradial- und Medioanalgruppe vor. Genau dieselben Bezeichnungen verwendet nun KÜHNE für den Coleopterenflügel — eine Tatsache, die für die Richtigkeit unserer Schlüsse spricht. Weiter fand K., daß bei seinen Objekten die Media oft schwach oder ganz geschwunden ist; dieses Resultat stimmt nicht ganz mit dem von mir bei Hymenopteren gewonnenen überein. Die ENDERLEINschen Axillartracheen beim Lepidopterenflügel findet KÜHNE bei den Käfern ebensowenig wie ich bei den Hautflüglern.

Schriftennachweis.

1. **Adolph, E.:** Über Insektenflügel. Nova Acta, Leop.-Carol. Akad. **41,** 215 bis 291, Pars. 2, Nr. 3. Halle 1883. — 2. Ders.: Zur Morphologie der Hymenopterenflügel. Ebenda **46,** 43—130, Nr. 2. 1883. — 3. **Anglas, Z.:** Du rôle des Trachées dans la metamorphose des Insectes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **56,** 175—176. 1909. — 4. Ders.: Rapports du developpement de l'appareil trachéen et les metamorphoses des Insectes. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **138,** 130—301. 1904. — 5. **Babak, E.:** Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **5,** 81—90. Leipzig 1912. — 6. **Bischoff, H.:** Hymenopteren. In: P. Schulze, Biol. der Tiere Deutschlands. 1—156. Berlin 1923. — 7. **Brauer, F.** und **Redtenbacher, J.:** Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten. Zool. Anz. **11,** 443—447. 1888. — 8. **Comstock, Y. H.** and **Needham, Z. G.:** The wings of Insects. Zahlreiche Fortsetzungen. **32—33.** 1898—1899. — 9. **Deegener, P.:** Zur Beurteilung der Insektenpuppe. Zool. Anz. **37,** 495—505. 1911. — 10. **Dogs, W.:** Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinera*. Mitt. d. naturw. Ver. Greifswald **40,** 1—55. 1908. — 11. **Enderlein, G.:** Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* vom ontogenetischen Standpunkt. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **16,** 571—614. 1902. — 12. **Fahringer, J.** und **Toelg, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise und Entwicklungsgeschichte einiger Hautflügel. Verhandl. d. Naturforsch.-Ver. **50,** 242—269. Brünn 1911. — 13. **Mac Gillivray, A. D.:** A study of the wings of the Tenthredinoidea, a superfamily of Hymenoptera. Proc. U. S. Museum **29,** 569—654. Washington 1906. — 14. **Handlirsch, A.:** Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen **50.** Leipzig 1906—1908. — 15. Ders.: Phylogenie oder Stammesgeschichte. In: Schröder, Ch., Handbuch der Entomol. 307—1143. Jena 1925. — 16. Ders.: Paläontologie. Ebenda 17—306. — 17. **Kolbe, H.:** Über vorschnelle Entwicklung von Puppen und Imagoorganen bei Raupen von Lepidopteren. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 158—165. 1902. — 18. **Krancher, O.:** Fortschritte in der Entomologie. Zool. Anz. **46,** 286—288. 1916. — 19. **Krüger, E.:** Über die Entwicklung der Flügel der Insekten. **Göttingen** 1898. — 20. **Landois, H.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe

und Puppe. Zeitschr. f. wiss. Zool. **21**, 305—315. 1871. — 21. **Lübben, H.:** Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **24**, 71—128. Greifswald 1907. — 22. **Mitterberger, K.:** Interessante Entwicklung eines Kleinschmetterlings. Prag. Lotos **60**, 40—144. 1912. — 23. **Morgan, H. Anna:** Homologies in the wing veins of May-Flies. Anm. of the Ent. Soc. of An. Columbus oliv. **5**, 89—106, Nr. 2. 1912. — 24. **Pancritius, P.:** Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten. Inaug.-Diss. Königsberg, Pr., 1884. — 25. **Petersen, W.:** Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. **9**, 1—144, Nr. 6. Petersburg 1900. — 26. **Pfannkuch, K.:** Zur Terminologie der Flügeladerung. Aus der Ichneumonologie. Zeitschr. f. dtsch. Entomol.-Ges. p. W. **72**. Berlin 1913. — 27. **Prell, H.:** Beiträge zur Kenntnis der Proturen über den Tracheenverlauf bei Eosentomiden. Zool. Anz. **38**, 185—193. 1911. — 28. **Prochnow, O.:** Mechanik des Insektenflügels. In: Schröder, Chr., Handbuch d. Entomologie **1**, 534—560. Jena 1925. — 29. **Redtenbacher, Jos.:** Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. Ann. d. naturhist. Hofmus. **1**, 153—231, Nr. 3. Wien 1886. — 30. **Semper, C.:** Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. **8**, 326—339. 1857. — 31. **Spuler, A.:** Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Ebenda **53**, 597—646. 1892. — 32. **Stange, P.:** Über die Rückbildung der Flügel und Halterenscheiben bei *Melophagus ovinus*. Zool. Jahrb. **24**, 295—322. 1907. — 33. **Tannreuther:** Origin and developement of the wings of Lepidoptera. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **24**, 275—286. 1910. — 34. **Tillyard, R. J.:** The wing nervuration. Linn. Soc. New. South. Wales. **43**, 614—623. 1918. — 35. Ders.: Review of „Comstocks wings of insects". Ent. New. **30**, 148—150. 1919. — 36. Ders.: The Panorpoid complex Part. 3. Ibid. **44**, 533—718. 1919. — 37. Ders.: Kansas Permian Insects. Part. 3. The New. Order Protohymenoptera. Ann. journ. of Sc. **8**, 118—121. 1924. — 38. **Woodworth, C. W.:** The wing veins of Insects. University of California Publications Ser. Entomology **1**, 1—152, Nr. 1. 1906. — 39. **Zander, V. E.:** Der Bau der Biene. Handbuch der Bienenkunde. Stuttgart 1911.

Lebenslauf.

Ich, Ariada Dimitrowa, geboren am 7. Juli 1896 in Samokow, als Tochter des verstorbenen Kaufmanns H. Ignatieff in Braila (Rumänien), bulgarischer Staatsangehörigkeit, griechisch-katholischer Konfession, besuchte die Vorschule und das Gymnasium zu Sofia von September 1906 bis Juni 1914. Ich legte daselbst die Reifeprüfung ab und studierte dann an der Universität in Sofia — von Oktober 1917 bis Juni 1921 — Naturwissenschaften, insbesondere Zoologie und Botanik. September 1922 bestand ich das Staatsexamen und wurde als Assistentin an das Königliche Zoologische Museum zu Sofia kommandiert. Meine Staatsexamenarbeit, „Beiträge zur Kenntnis der Myrmeleoniden in Bulgarien, Thrazien und Mazedonien" wurde in den Arb. Natf. Ges. Sofia, Bd. 11 (S. 68—112, 13 Textabb., Taf. I u. II) 1924 veröffentlicht. Seit Oktober 1925 bin ich Assistentin am Biologischen Institut der Universität Sofia. Vom Wintersemester 1924/25 bis einschließlich zum Wintersemester 1925/26 führte ich am Zoologischen Museum der Universität Berlin eine Untersuchung über die Beziehung zwischen Tracheen und Aderverlauf im Hymenopterenflügel aus und hörte gleichzeitig — als Studentin der dortigen Philosophischen Fakultät immatrikuliert — zoologische und andere Vorlesungen der Philosophischen Fakultät. Im Wintersemester 1926/27 war ich an der Universität Rostock immatrikuliert, wo ich durch das Entgegenkommen der Philosophischen Fakultät auch die Promotionsprüfung ablegen durfte.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.